59.06(43)N

FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

59.06(43)N
ex

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

CARL GEGENBAUR

PROFESSOR IN HEIDELBERG.

V. 28

ACHTUNDZWANZIGSTER BAND.

MIT 30 TAFELN UND 128 FIGUREN IM TEXT.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1900.

105 21190 Aug 18.

Inhalt des achtundzwanzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben am 1. December 1899.

Seite

Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien. II. Theil. Reptilien. Von E. Göppert. (Mit Taf. I und II.) 1

Über die Entwicklung der Kopf- und Extremitätenmuskulatur bei Reptilien. Von H. K. Corning. (Mit Taf. III—VI.) 28

Die Segmentaldifferenzirung des menschlichen Rumpfes und seiner Extremitäten. IV. Von Louis Bolk. (Mit 4 Fig. im Text.) 105

Über die Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren. I. Von Simon Paulli. (Mit Taf. VII und 16 Figuren im Text.) 147

Zweites Heft.

Ausgegeben am 26. Juni 1900.

Über die Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren. Eine morphologische Studie. II. Über die Morphologie des Siebbeins und die der Pneumaticität bei den Ungulaten und Probosciden. Von Simon Paulli. (Mit Taf. VIII—XIV und 44 Fig. im Text.) 179

Vom Bau des Wirbelthiergehirns. II. Theil. Emys. Von B. Haller. (Mit Taf. XV—XIX.) 252

Drittes Heft.

Ausgegeben am 24. Juli 1900.

Vom Bau des Wirbelthiergehirns. III. Theil. Mus, nebst Bemerkungen über das Hirn von Echidna. Von B. Haller. (Mit Taf. XX—XXVI und 4 Fig. im Text.) 347

Zur systematischen Stellung der Myxinoiden und zur Frage des alten und neuen Mundes. Von M. Fürbringer 478

Viertes Heft.

Ausgegeben am 11. September 1900.

Seite

Über die Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren. Eine morphologische Studie. III. Über die Morphologie des Siebbeins und die der Pneumaticität bei den Insectivoren, Hyracoideen, Chiropteren, Carnivoren, Pinnipedien, Edentaten, Rodentiern, Prosimiern und Primaten, nebst einer zusammenfassenden Übersicht über die Morphologie des Siebbeins nnd die der Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren. Von Simon Paulli. (Mit Tafel XXVII—XXIX u. 36 Fig. im Text.) 483

Beiträge zur Affen-Anatomie. I. Von Louis Bolk. (Mit Taf. XXX u. 24 Fig. im Text.) 566

Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien.

Von

Dr. med. E. Göppert,

Privatdocent und Assistent am anatomischen Institut zu Heidelberg.

II. Theil. Reptilien.

Mit Tafel I und II.

1. Das Skelet des Luftweges.

In den folgenden Bemerkungen über den Larynx der *Reptilien* steht die Muskulatur im Vordergrund. In zweiter Linie wird uns ihre Innervation beschäftigen. Zum Verständnis der Muskeln gehört aber die Kenntnis des Skelets des Luftweges, und vor Allem aus diesem Grunde schicken wir eine kurze Darstellung desselben voraus. Die für die vergleichend-anatomische Betrachtung wichtigen Thatsachen sind ja bereits durch HENLE (14) genau geschildert worden. Die wenigen Punkte, in denen seine Deutung irrte, sind längst berichtigt. HENLE hatte von dem thatsächlich nur das Cricoid darstellenden Theil sowohl das Thyreoid, als das Cricoid der *Säuger* abgeleitet und in einem Fortsatz des Cricoids der *Reptilien* (seines Schild-Ringknorpels) den Vorläufer des Epiglottisskelets der *Säugethiere* erblickt, das damit nichts zu thun hat.

Vor der großen Mehrzahl der *Amphibien* zeichnen sich die *Reptilien* vor Allem dadurch aus, dass überall bei ihnen ein Cricoid zur Ausbildung gelangt ist. Stets treffen wir demnach eine dreifache Gliederung des Laryngo-Trachealskelets, nämlich in Arytänoid, Cricoid und in freie Trachealringe, die ganz geschlossen oder dorsal offen auftreten (vgl. Fig. 1 Taf. I). Das Bestehen des Cricoids hebt den *Reptilien*-Kehlkopf allgemein auf eine verhältnismäßig hohe Entwicklungsstufe; das Cricoid giebt einen Stützpunkt für das be-

weglich mit ihm verbundene Arytänoid ab und dient als Ursprungsstelle für Kehlkopfmuskeln, namentlich für den Dilatator laryngis.

Von Bedeutung ist außerdem die Thatsache, dass bei *Reptilien* auch ein Eindringen des knorpeligen Stützapparates in den Bereich der Lunge wenigstens in Anfängen zu beobachten ist (*Thallassochelys, Alligator, Crocodilus*) (A. Milani, 16). Die Vorbedingung hierzu ist die Ausbildung einer intrapulmonalen Fortsetzung der Bronchen, die erst bei den höchst entwickelten Lungen durch die hier auftretende komplicirte Septen- und Kammerbildung zu Stande kommt. Das Vordringen von Skeletbildungen erfolgt von der extrapulmonalen Strecke des Luftweges aus und schreitet von hier aus allmählich ins Innere vor.

Trotz der hohen Stufe, auf der das Laryngo-Trachealskelet der *Reptilien* steht, finden sich aber noch Hinweise auf seine Sonderung aus der Cartilago lateralis, die im Einzelnen von Henle dargestellt wurden. Hierzu gehört, dass bei einer Anzahl von *Ophidiern* das Arytänoid noch in hyalinknorpeligem Zusammenhang mit dem Cricoid steht (Fig. 2 Taf. I *Ar*). Es bezeugt dadurch noch seinen genetischen Zusammenhang mit den folgenden Theilen des Skelets. Ferner zeigt die Gestaltung des Cricoids in vielen Fällen klar, dass es durch eine dorsal und ventral vom Luftweg erfolgte Verbindung beider Seitenknorpel zu Stande gekommen ist (Fig. 14 Taf. I). Endlich ist die Abgrenzung des Cricoids gegen die Trachealringe nur ausnahmsweise scharf. Meist lockert sich lungenwärts allmählich der Zusammenhang innerhalb des Cricoids, so dass ein mehr oder weniger allmählicher Übergang zwischen beiden Abschnitten des Skelets besteht (Fig. 14 und 17 Taf. I). Dabei ist der Bereich des Cricoids bei den verschiedenen Formen ein verschiedener. Es entspricht seiner Ausdehnung nach einer größeren oder geringeren Summe von Trachealringen. So erscheint das Cricoid als Abkömmling des vordersten Theils der Pars crico-trachealis des Seitenknorpels, dessen Zusammenhang erhalten blieb, das Trachealskelet als eine Bildung des folgenden Theiles, in dessen Bereich eine weitgehende Zerlegung stattfand.

Das Cricoid erfährt nun bestimmte Differenzirungen. Bei mehreren Formen (*Ascalaboten, Hatteria*) entwickelt es seitlich je einen Fortsatz, der den Ursprung des Dilatator laryngis trägt (Fig. 1 und Fig. 15 Taf. I). Sehr verbreitet gehen ferner vom oralen Rande des Cricoids zwei Fortsatzbildungen aus. Die eine findet sich am ventralen Theil des Randes. Sie wurde von Henle Processus

epiglotticus genannt. Da sie aber mit dem Epiglottisskelet der Säugethiere, das einem sechsten Visceral- (4. Kiemen-)bogen seine Entstehung verdankt (GEGENBAUR, 9), nichts zu thun hat, wird sie besser mit einem indifferenteren Namen, etwa als »Processus anterior inferior« bezeichnet. Am dorsalen Theil des Cricoidrandes entspricht ihr ein »Processus anterior superior« (Fig. 1 *Pr.a.sup*). Dieser kann unter mächtigerer Ausbildung sich vom übrigen Cricoid abgliedern (manche *Chelonier*, Fig. 4 Taf. I) und ein selbständiges Stück, das Procricoid bilden (*Procr*), das beweglich mit dem Cricoid verbunden bleibt. Die Veranlassung für diese Abgliederung kann in der Schließmuskulatur gesucht werden, die bei ihrer Thätigkeit den Fortsatz gegen das Cricoid bewegen musste, da sie seiner Dorsalseite aufgelagert ist.

Schließlich ist zu bemerken, dass fast allgemein der Larynx in Beziehung zum Zungenbein getreten ist. Dies fehlt nur bei den *Ophidiern* in Folge der Rückbildung, die der Zungenbeinapparat hier aufweist. Unter größerer oder geringerer Verschiebung nach vorn hat der Kehlkopf sich dem Körper des Hyoids aufgelagert und sich ihm mehr oder weniger innig verbunden. Diese Verbindung wird entweder dadurch vermittelt, dass ein Band, vom Vorderrand des Cricoids zur Dorsalseite des Hyoids verläuft (viele *Saurier*, *Crocodile*) (Ligamentum crico-hyoideum), oder dass Theile der Schließmuskulatur vom Zungenbeinkörper ihren Ursprung nehmen (manche *Saurier* [*Cyclodus*, *Ascalaboten*, *Amphisbaena*] und *Chelonier* (Fig. 14 und 15; Fig. 4 Taf. I). Beides kann auch gleichzeitig der Fall sein. Von besonderer Bedeutung für den Larynx ist die Auflagerung auf den schildartig breiten Zungenbeinkörper bei den *Cheloniern* (Fig. 4) und *Crocodilen*. Das Hyoid spielt dadurch hier eine ähnliche Rolle für den Kehlkopf wie das Thyreoid der Säugethiere.

2. Die Muskulatur des Kehlkopfes.

A.

Eingehender prüfen wir die Muskulatur des *Reptilien*-Kehlkopfes, und untersuchen zunächst das Verhalten des Dilatator laryngis und an erster Stelle seinen Ursprung.

Bei den *Amphibien* haben wir die allmähliche Verlagerung des Ursprungs in einzelnen Stadien verfolgen können (G. 11 und 12). Wir sahen, wie er Anfangs gleich den Levatores arcuum branchialium von der Nackenfascie entspringt, allmählich aber seinen Ursprung ventral-

wärts verlegt, Theile des Kiemenskelets (*Ichthyophis*) oder bei den *Anuren* das Zungenbein erreicht, und schießlich in der zuletzt genannten Ordnung auch das Kehlkopfskelet als Ursprungsstelle gewinnt. Der Ursprung von der Seite des Cricoids, der auf die ersten Trachealringe übergreifen kann, ist bei den *Reptilien* die Regel (Fig. 1—4 und 14—17 [*Dil*]). Die Ansatzstelle des Muskels kann durch einen kleinen Auswuchs am Cricoid gekennzeichnet sein. So bei den *Ascalaboten* (Wiedersheim, 22) (vgl. Fig. 15 Taf. I) und bei *Hatteria* (Osawa 19) (Fig. 1 Taf. I). Wir treffen also bei den *Reptilien* ein ähnliches Verhalten des Dilatators wie bei den *Säugethieren*. Wie sich aber bei diesen (im M. thyreo-arytaenoideus posticus) ein Rest eines früheren Zustandes erhalten hat, so finden wir auch unter den *Reptilien* wenigstens bei einer Art, bei ***Amphisbaena fuliginosa*** noch Überbleibsel eines ursprünglichen Verhaltens.

Ich untersuchte einen *Amphisbaena*-Kehlkopf an einer Querschnittserie. Wir betrachten hier zunächst das Verhalten des Zungenbeins. Der Körper desselben entsendet drei Paare von Fortsätzen, die als Hyoidbogen und I. und II. Kiemenbogen gedeutet werden dürfen. Das hinterste Paar umfasst gabelartig von vorn her den Kehlkopf, der mit seinem vordersten Theil noch dem Zungenbeinkörper auflagert, und zieht an dessen Seite eine Strecke caudalwärts. Wir treffen es in ähnlicher Lagerung zum Kehlkopf wie bei den *Anuren* die Processus postero-mediales des Zungenbeins, was seinen Kiemenbogencharakter etwas zweifelhaft erscheinen lassen könnte. Sind doch die genannten Fortsätze der *Anuren* sekundäre Auswüchse des Zungenbeinkörpers. Der Dilatator entspringt nun bei *Amphisbaena* fast von der ganzen Länge des dritten Zungenbeinhorns und lässt nur Anfang und Ende desselben frei. Ein zweiter Theil des Muskels entspringt von der Seitenfläche des Cricoids und steht mit dem erstgenannten Theil durch Muskelfasern im Zusammenhang, die von einem sehnigen Band zwischen Zungenbeinhorn und Cricoid ausgehen (Fig. 10 Taf. II). (Den Ursprung des Muskels vom Zungenbein hat bereits Henle in seiner Fig. 1 Taf. IV dargestellt).

Die Beurtheilung des beschriebenen Verhaltens ist bei Kenntnis des *Amphibien*-Kehlkopfes nicht schwer. Wenn auch ein Theil des Dilatators bereits den Cricoidursprung erworben hat, so deutet doch der Urspung eines anderen Theils des Muskels vom Zungenbeinapparat noch auf ein Entwicklungsstadium hin, in welchem der gesammte Muskel fern vom Kehlkopf entsprang.

Auch an seiner Insertion zeigt der Dilatator der *Reptilien* ein ähnliches Verhalten, wie bei denjenigen *Amphibien*, die sich am weitesten vom Ausgangszustand entfernt haben. Wir fanden bei den *Amphibien* die Entwicklung dahin gerichtet, die ursprünglich ausgedehnte Insertion des Kehlkopferweiterers auf eine beschränkte Stelle des Arytänoids in nächster Nachbarschaft des Kehlkopfeingangs zu beschränken. Dies fanden wir erreicht bei den *Salamandrinen*, bei *Amphiuma* und bei den *Anuren*. Offenbar handelte es sich dabei um eine Entwicklung, die von jeder der genannten Formen selbständig eingeschlagen worden ist. Auch bei den *Reptilien* treffen wir im Allgemeinen, wie bekannt, den Dilatator am vordersten Ende des Arytänoids unmittelbar am Aditus laryngis und dicht vor der Masse der Schließmuskeln inserirend. Das ist bei der Mehrzahl der *Lacertilier* (Fig. 1 Taf. I), bei den *Crocodilen* (Fig. 3) und *Schildkröten* (Fig. 4) durchgeführt. Damit unterscheiden sich aber die *Reptilien* ihrer großen Masse nach ganz wesentlich von den *Säugethieren*, bei denen der Dilatator (M. crico-arytaenoideus posticus) seine Insertion seitlich zwischen die dorsalen und ventralen (lateralen) Schließmuskeln einschiebt.

Untersucht man nun aber die *Reptilien* etwas genauer, so trifft man doch bei verschiedenen ein primitiveres Verhalten der Dilatatorinsertion. Das ist der Fall bei zwei von mir untersuchten *Ophidiern* und mag wohl in weiter Verbreitung bei dieser Ordnung bestehen.

Bei ***Tropidonotus natrix*** nimmt die Insertion des Dilatators den ganzen lateralen Rand des Arytänoids ein und lässt nur die Spitze desselben frei (Fig. 2 Taf. I). Dadurch ist natürlich eine vollständige Scheidung der Schließmuskulatur in einen Laryngeus dorsalis und ventralis gegeben, so dass auch hier Zustände wiederkehren, die den ursprünglichsten sehr nahe stehen.

Betrachten wir jetzt die Insertion etwas genauer, so finden wir, dass caudal, dort, wo das Arytänoid eine starke Verbreiterung besitzt, die Dilatatorfasern unmittelbar am Arytänoidrand sich befestigen (Fig. 6 Taf. II). Weiter oralwärts verschmälert sich das Arytänoid allmählich und läuft spitz aus. Gleichzeitig damit sehen wir nun von ihm eine sehnige Membran ausgehen, die auch die Mm. laryngei von einander scheidet, und diese nimmt erst an ihrem lateralen Rand den Dilatator auf, und vermittelt seine Befestigung am Arytänoid (Fig. 5 *J*). Anders ausgedrückt: in dem Maße, als das Arytänoid an Breite abnimmt, verlängert sich die Endsehne des Dila-

tators und bildet eine Aponeurose, die für die Schließmuskeln als Ursprungssehne dient.

Das Arytänoid nimmt aber nicht alle Fasern des Dilatators auf; diejenigen, welche den ventralen Rand des Muskels bilden, nehmen Befestigung an dem Processus anterior inferior des Cricoids und dienen dadurch zur Fixirung des Fortsatzes bei der Thätigkeit des von ihm entspringenden M. laryngeus ventralis (Fig. 5). Zwischen dieser Cricoid- und der Arytänoidportion strahlen die Muskelfasern in das Bindegewebe der Ventralseite des Larynx, d. h. an der Unterfläche der Schließmuskulatur aus. Wir können sagen, dass der Dilatator schalenartig den Kehlkopf lateral und ventral bedeckt.

Von Interesse ist ferner das Verhalten der Dilatatorinsertion bei ***Coronella laevis***. Hier ist am Arytänoid die Insertion auf zwei ganz von einander getrennte Stellen beschränkt (Fig. 7 Taf. II), sie erfolgt nämlich einmal an der Spitze des Knorpels, also dicht am Kehlkopfeingang (*Dil''*), und zweitens am lateralen Rand der Basis des Knorpelstücks (*Dil'*) (Fig. 9). Damit ist zwischen beiden Insertionen die Möglichkeit einer Vereinigung der primitiven bei *Tropidonotus* getrennten Schließmuskeln zu einem Sphinkter gegeben (Fig. 8 *Sph*). Die vordere Insertion entspricht der Insertionsstelle des Muskels bei den übrigen *Reptilien*. Auch hier trennen sich übrigens die Fasern am ventralen Rande des Muskels von der Hauptmasse und laufen an der Unterfläche des Kehlkopfes aus.

Ähnliche Verhältnisse wie bei *Coronella* traf ich auch bei ***Amphisbaena fuliginosa***. Der an der Lateralseite des Larynx nach vorn ziehende Dilatator nimmt mit einer kleinen Portion an der Außenseite der Basis des Arytänoids Befestigung zwischen M. laryngeus dorsalis und ventralis (Fig. 12 Taf. II *Dil'*). Schon vorher hat sich am dorsalen Rand des Muskels eine zweite Portion abgezweigt (*Dil''*). Sie geht etwa in der Höhe der Insertion der ersten Portion in eine lange Endsehne über (Fig. 11 *Dil''*), die dann auch den Rest des Muskels als dritte Portion aufnimmt (*Dil'''*) und vor den Konstriktoren am Arytänoid dicht an dessen Spitze sich anheftet.

Hält man diese Befunde zusammen mit dem, was die Untersuchung der *Amphibien* über die Dilatatorinsertion ergab, so scheint daraus mit Bestimmtheit hervorzugehen, dass auch bei den *Reptilien* der Kehlkopferweiterer anfänglich in langer Linie am Arytänoidrand inserirte, etwa so, wie es bei *Proteus* (G. 12, Fig. 2 Taf. VIII) der Fall ist, oder wie es sich auch bei *Tropidonotus* (Fig. 2 Taf. I) rhalten hat. Daran schloss sich eine Beschränkung der Insertion

auf das Vorderende des Arytänoids, die augenscheinlich von verschiedenen Ordnungen selbständig erworben wurde (Fig. 1, 3, 4). Ein Übergangszustand findet sich bei *Ophidiern* (*Coronella* Fig. 7 Taf. II) und unter den *Sauriern* bei *Amphisbaena*. Während die Hauptmasse vorn dicht am Kehlkopfeingang inserirt, lässt noch ein hinterer, selbständig inserirender Theil des Dilatators die ursprüngliche Ausdehnung des Muskels in caudaler Richtung erkennen.

B.

Wir untersuchen jetzt an zweiter Stelle die Schließmuskulatur der *Reptilien* und finden hier in großer Verbreitung einen aus zwei paarigen Hälften aufgebauten Sphinkter, der sich dicht hinter der Insertion des Dilatators um den Larynx herumlegt, also ein Verhalten, das sich bei den *Amphibien* als ein Endpunkt in der Entwicklung der Schließmuskeln darstellt (große Mehrzahl der *Saurier*, Fig. 1 Taf. I). Die beiden Sphinkterhälften entspringen ventral von einer Raphe, die sich mit dem Ligamentum crico-hyoideum (s. pag. 3) verbindet (*Lacerta*, *Anguis*), oder vom Zungenbeinkörper (*Platydactylus*, *Cyclodus*, Fig. 14 und 15 Taf. I). Dorsal treffen sie in einer medianen Naht zusammen (Fig. 1).

Bei genauerer Prüfung sehen wir aber auch hier in vielfacher Verbreitung Hinweise auf ein primitiveres Verhalten, wie es sich bei den niedersten *Amphibien* nachweisen ließ, d. h. auf eine ursprüngliche Gliederung der Schließmuskulatur in ein dorsales und ein ventrales Paar von Musculi laryngei.

An erster Stelle untersuchen wir die *Ophidier*. Hier bietet ***Tropidonotus natrix*** wieder die ursprünglichsten Zustände. Das Verhalten des Dilatators weist schon darauf hin, dass die Schließmuskulatur seitlich in einen dorsalen und ventralen Theil zerlegt sein muss, und in der That besteht sie hier aus den beiden Paaren der Laryngei dorsales und ventrales ganz ähnlich wie bei den primitivsten Perennibranchiaten, bei *Proteus* und *Necturus*, oder wie bei *Siren lacertina* (Fig. 2 Taf. I). Vorn nehmen jederseits Laryngeus dorsalis und ventralis ihren Ansatz an dem breiten Sehnenblatt, das vom Arytänoid horizontal nach außen zieht und die Insertion des Dilatators seitlich aufnimmt (Fig. 5 Taf. II). Mit der weiter caudalwärts erfolgenden Verbreiterung des Arytänoids schiebt sich der Seitenrand des Knorpels zwischen die beiden Mm. laryngei jederseits ein und giebt selbst die Ursprungsstelle für beide ab (Fig. 6).

Dieses Verhalten der Mm. laryngei lässt sich unmittelbar von

dem ursprünglichsten Zustand der Muskeln durch eine Verschmälerung des Arytänoids in seinen vorderen Partien ableiten. Damit erklärt sich die Aufnahme der Befestigung der Laryngei und des Dilatators durch eine sehnige Membran, die vom Arytänoid ausgeht. Verwandte Verhältnisse finden sich unter den *Amphibien* bei *Siren lacertina.*

Zur Vervollständigung des Bildes der Mm. laryngei untersuchen wir noch ihre dorsale und ventrale Befestigung. Die Laryngei ventrales entspringen mit ihrem ventralen Ende vom Cricoid, und zwar vom Seitenrand seines ganzen Processus anterior inferior (Fig. 5 und 6), die dorsalen Laryngei treffen median in einer Naht zusammen, die sich dorsal dem Processus anterior superior des Cricoid auflagert (Fig. 6). Tiefere Fasern des Muskels nehmen an letzterem selbst Insertion. Der Übergang der dorsalen und ventralen Befestigung der Muskeln auf Skelettheile stört nicht ihre wesentliche Übereinstimmung mit den gleich benannten Muskeln der *Amphibien.*

Bei ***Coronella laevis*** kommt es nun in Zusammenhang mit der Umbildung des Dilatators (s. pag. 6) zu einer Umgestaltung der Schließmuskeln. Zwischen der vorderen und hinteren Ansatzstelle des Dilatators (Fig. 7 Taf. II) schwindet die seitliche Trennung der Mm. laryngei und es geht aus ihnen jederseits ein Halbring hervor, der sich dorsal und ventral vom Kehlkopf mit dem anderseitigen zusammenschließt (Fig. 8 *Sph*). Damit haben wir hier einen Sphinkter, wie er für die *Eidechsen* die Norm bildet und wie wir ihn auch bei vielen *Amphibien* zu Stande kommen sahen. Doch erhalten sich unzweideutige Spuren des primitiven Verhaltens, d. h. selbständig bleibende Theile der Mm. laryngei. Erstens bleibt vorn ein Theil des Laryngeus dorsalis gesondert. Er entspringt vom Arytänoid an der vorderen Insertion des Dilatators und an der Endsehne desselben, die sich am dorsalen Muskelrand entwickelt (Fig. 8 *M.lar.dors*). Er legt sich darauf dem Sphinkter an. Zweitens bleiben Laryngeus dorsalis und ventralis seitlich an der hinteren Insertion des Öffners ganz von einander getrennt und nehmen am Arytänoid Befestigung (Fig. 9), so dass wir hier das gleiche Bild wie an der entsprechenden Stelle des Kehlkopfes von *Tropidonotus* finden.

Die ventrale Befestigung der Schließmuskeln erfolgt eben so wie bei *Tropidonotus* an dem Processus anterior inferior des Cricoids. Dorsal durchflechten sich die Muskelfasern beider Seiten und nehmen zum Theil Ansatz an dem Processus anterior superior des Ringknorpels.

Auch unter den *Eidechsen*, bei denen sonst nur ein aus zwei symmetrischen Theilen sich aufbauender Sphinkter besteht, fand ich die Mm. laryngei noch erhalten bei ***Amphisbaena fuliginosa***, also einer Form, die ähnlich wie die *Ophidier* den Dilatator in verhältnismäßig primitivem Verhalten zeigt (s. pag. 6 u. Fig. 11 und 12 Taf. II). Jederseits ist ein Laryngeus dorsalis und ventralis vorn durch ein vom Arytänoid ausgehendes Sehnenblatt und weiter caudalwärts durch das Arytänoid selbst gegen einander abgegrenzt.

Wir betrachten jetzt die Befestigung der Mm. laryngei noch etwas genauer. Die Laryngei ventrales entspringen ventral erst am Hinterrand des Hyoidkörpers, gehen dann auf einen medianen Bindegewebsstrang über, der sich vom Hyoid zum Cricoid erstreckt und eine Raphe zwischen beiden Muskeln bildet. Daran schließt sich die Hauptmasse der Muskeln, die vom seitlichen Rande des Cricoids ausgeht (Fig. 11), das auch hier einen Processus anterior inferior bildet. Mit ihren dorsalen Enden befestigen sich die Fasern vorn an der Endsehne der zweiten und dritten Dilatatorportion (s. pag. 6), die folgenden Theile an dem oben erwähnten Sehnenblatt zwischen Laryngeus dorsalis und ventralis (Fig. 11) und die hintersten schließlich am Arytänoid selbst (Fig. 12).

Der Laryngeus dorsalis findet jederseits seine ventrale Befestigung vorn an dem genannten Sehnenblatt und der dorsalwärts gekehrten Fläche des Arytänoids (Fig. 11), weiter caudalwärts allein an dem Arytänoid (Fig. 12) und mit seinen hintersten Fasern endlich sogar am Cricoid. An der Dorsalseite des Kehlkopfes treffen beide Laryngei in einer Raphe zusammen, die stellenweise unter Durchflechtung der Fasern verwischt ist.

Wir gehen jetzt zu den *Crocodilen* über und finden hier in der Litteratur die Angabe, dass wenigstens bei *Alligator* (Henle, Fig. 4 Taf. V, Wiedersheim, 1886) die Schließmuskulatur zwei durch ihren Faserverlauf von einander verschiedene Portionen unterscheiden lässt. Man bekommt den Eindruck, dass es sich hier um einen etwas weiter differenzirten Sphinkter handelt, also um Zustände, wie sie sich auch schon bei den *Anuren* herausgestellt haben.

Die Untersuchung von ***Crocodilus biporcatus*** ergab mir ein etwas anderes Bild (Fig. 3 Taf. I). Die Schließmuskeln entspringen ventral von einer Raphe, die mit dem zwischen Vorderrand des Cricoids und Hyoidkörper ausgespannten Ligamentum cricohyoideum (s. pag. 3) fest verbunden ist. Das caudale Ende der Raphe stößt an den Vorderrand des Cricoids und von ihm geht nun

der Ursprung auf einen kurzen Sehnenzug über, der zur Seitenfläche des Ringknorpels führt und hier Befestigung nimmt. Damit erreicht der Konstriktorursprung das Cricoid selbst und geht noch eine Strecke weit auf dessen laterale Seite über. Die ventrale Ursprungslinie ist also verhältnismäßig ausgedehnt. Dorsal werden die Fasern zusammengefasst durch eine in die Quere entfaltete Raphe (*J*), die nun von vorn, von hinten und von der Seite die Fasern aufnimmt. Eine Sonderung verschiedener Portionen der Schließmuskulatur besteht nicht, wohl aber wird ein großer Theil derselben seitlich unterbrochen durch Befestigung am Rand des Arytänoids. Nur die vordersten und die hinteren Theile ziehen sphinkterartig von der ventralen zur dorsalen Ansatzstelle. Also auch hier treffen wir jederseits von einander völlig getrennte Mm. laryngei. Nur am oralen und caudalen Rand der Schließmuskulatur sind M. laryngeus dorsalis und ventralis seitlich mit einander verschmolzen (*Sph*). Die primitive Trennung der Muskeln ist wenigstens zum Theil erhalten geblieben, obwohl der Dilatator nicht mehr zwischen ihnen, wie es ursprünglich der Fall gewesen sein muss, sondern am Vorderende des Arytänoids inserirt.

Spuren des primitiven Verhaltens der Schließmuskeln lassen sich auch bei den *Cheloniern* nachweisen. Die Schließmuskeln (Fig. 4 Taf. I entspringen von der Dorsalseite des breiten Hyoidkörpers, umziehen, seitlich bedeckt vom Dilatator, den Kehlkopf und vereinigen sich in einer Raphe, die an der Dorsalseite des Procricoids ihre Lage hat. Danach hätten wir es mit einem typischen Sphinkter zu thun. Untersuchen wir aber den Vorderrand der Muskeln, so finden wir wenigstens bei ***Chelonia, Midas*** und ***Sphargis coriacea,*** dass ein starkes, vom Zungenbein aufsteigendes Bündel nicht unter dem Dilatator dorsalwärts zieht, sondern am Vorderende des Arytänoids an der Insertionsstelle des Dilatators Ansatz nimmt (Fig. 4 *M.lar.ventr*). Sonst ist es von der Masse des Sphinkters nicht zu trennen. Ein solches Muskelbündel ist nur als ein Theil des Laryngeus ventralis aufzufassen, der sich selbständig erhielt, während der übrige Muskel in die Bildung des Sphinkters aufging.

Überblicken wir jetzt noch einmal die Ergebnisse der Untersuchung der Schließmuskulatur, so finden wir, dass zwar ein paarig gebauter Sphinkter das häufigste Vorkommen bildet, dass aber in sämmtlichen Ordnungen Fälle bestehen, in denen die primitiven Mm. laryngei sich mehr oder weniger vollkommen gesondert erhalten

haben. Ihr specielles Verhalten ist aber bei den verschiedenen Ordnungen ein recht verschiedenes. Daraus ergiebt sich der Schluss, dass die Stammform der jetzt lebenden *Reptilien* noch die Gliederung der Schließmuskulatur des Kehlkopfes in vier Quadranten (Mm. laryngei) besessen haben muss und dass in jeder der Ordnungen selbständig die seitliche Verschmelzung der Muskeln zur Ausbildung eines paarigen Sphinkters erfolgt ist.

Das primitive Verhalten tritt bei den *Reptilien* im Allgemeinen weit weniger deutlich hervor wie bei den *Säugethieren*, bei denen die Mm. interarytaenoidei resp. ary-procricoidei den Laryngei dorsales, die seitlichen Muskeln (crico-arytaenoideus und thyreo-arytaenoideus) den Laryngei ventrales homolog sind. Diese ursprüngliche Anordnung wird hier nur unbedeutend verschleiert durch Zusammenhänge, die sich sekundär zwischen den Segmenten der Schließmuskulatur sowohl seitlich wie in der dorsalen Mittellinie herausgebildet haben.

c.

In Verbindung mit dem Kehlkopf bezw. der Trachea treffen wir bei den ***Ophidiern*** noch zwei besondere Muskeln an, die als Protractor (Aufheber [Henle]) und Retractor (Herabzieher [Henle]) laryngis bezeichnet werden. Auch bei *Hatteria* wurde durch Osawa (19) ein »Levator laryngis« beschrieben, aber von dem genannten Autor selbst später zurückgezogen. Es handelte sich um eine irrthümliche Deutung des Ligamentum crico-hyoideum (s. pag. 3).

Der Protractor (*Prtr*) entspringt vom vordersten Theil des Unterkiefers und inserirt etwas caudal vom Ursprung des Dilatators an der Seite des Luftweges (Fig. 2 Taf. I). Der Retractor (*Rtr*) geht vom Zungenbein zur Seite des Cricoids und kreuzt dabei die Dorsalseite des Protractors. Die Insertion findet an der Stelle statt, von der nach vorn zu der Dilatator entspringt (Fig. 2 und Fig. 18 Taf. I). Bei *Naja* befestigt er sich ein Stück weiter caudal von dieser Stelle (Henle). In manchen Fällen entspringt nach Henle der Muskel von Rippen, bei *Pelias berus* sowohl von Rippen als vom Zungenbein. Dadurch steht er in unmittelbarer Verbindung mit einem von den Rippen zum Unterkiefer ziehenden Muskel.

Henle wagt den Protractor laryngis nicht bestimmt zu deuten und spricht nur die Vermuthung aus, dass er dem jetzt Hyo-pharyngeus genannten Muskel der *Urodelen* entsprechen könnte. Den Retractor laryngis homologisirt er mit dem Dilatator glottidis der *Urodelen* und bringt ihn damit in die engste Beziehung zur Kehl-

kopfmuskulatur. Auch Dubois (5) nahm an, dass der Retractor laryngis zum System des Dilatators gehört, weil er nach seiner Ansicht vom Laryngeus superior innervirt werde, der auch die übrigen Larynxmuskeln versorgen soll. Dagegen ist aber von vorn herein einzuwenden, dass wenn der Muskel wirklich vom Laryngeus superior innervirt würde, dies ihn von dem Dilatator und Constrictor laryngis trennen würde, denn jene werden auch bei den *Reptilien* vom Laryngeus inferior versorgt (s. pag. 17).

Ich untersuchte die Innervation des Retractor und des Protractor laryngis bei ***Python reticulatus*** (Fig. 18). Dabei ergab sich, dass der Retractor seinen Nerven vom Stamm des Glossopharyngeus erhält (*IX*). Wahrscheinlich hat Dubois diesen Nerven, wie es auch von anderer Seite geschehen ist, als Laryngeus superior gedeutet. Der Glossopharyngeus läuft allerdings mit seinem vorderen Ende zum Larynx, die motorischen Fasern für die eigentlichen Kehlkopfmuskeln bekommt er aber erst weit unterhalb des Abgangs des Retractorastes durch einen den Laryngeus superior und inferior enthaltenden Vagusast zugeführt (*Lar.comm.*). Der Protractor wird von dem vorderen der beiden Äste versorgt, in die der sog. Hypoglossus bald nach seinem Austritt aus der Schädelhöhle sich theilt (*XII″*). Aus diesen Thatsachen ergiebt sich, dass Protractor und Retractor laryngis mit der eigentlichen Kehlkopfmuskulatur nichts zu thun haben, sondern Differenzirungen fremder und auch unter sich ganz differenter Muskelgebiete sind. Während der Retractor der Kiemenmuskulatur zugehört, ist der Protractor offenbar eine Differenzirung aus der hypobranchialen, aus dem Rumpfgebiet in den Bereich des Kopfes vorgedrungenen Muskulatur (Über die Beurtheilung des N. hypoglossus der Reptilien, s. M. Fürbringer [8]).

3. Die Innervation des Kehlkopfes.

A.

Wir kommen jetzt zur Untersuchung der Innervation des Kehlkopfes. Hier sind drei Nerven in Betracht zu ziehen, der Glossopharyngeus und zwei Vagusäste, nämlich der Laryngeus superior und inferior (Recurrens). Die Veranlassung, die Nerven in den Kreis der Betrachtung zu ziehen, gab die noch von Dubois (5) vertretene Ansicht Fischer's (6), dass bei den *Reptilien* nicht der Recurrens vagi wie bei den *Säugern*, sondern der Laryngeus superior die motorischen Äste für die Muskulatur des Kehlkopfes abgiebt.

Die für die Auffassung der Kehlkopfnerven der *Reptilien* bei Weitem wichtigste Untersuchung verdanken wir VAN BEMMELEN (1). Er hat als Erster die genaue Lage der Nerven zu den Arterienbogen sorgfältig berücksichtigt und in seinen Deutungen verwerthet. Er begründete auch für die *Reptilien* die Beurtheilung der Nn. laryngei als Homologa der Rami branchiales des Vagus und wies sie bestimmten Visceralbogen zu.

Die ursprünglichsten Verhältnisse finden sich bei den *Lacertiliern* (vgl. Fig. 13 Taf. I). Das hängt damit zusammen, dass hier das System der Arterienbogen verhältnismäßig dicht am Kopf liegen geblieben ist und sich auch vollständiger erhalten hat als bei den übrigen Ordnungen, die *Chelonier* ausgenommen. Es bestehen bekanntlich jederseits noch zwei Arterienbogen, der vorderste (3) ist der primitive dritte Bogen, den man als Carotidenbogen bezeichnet. Er entsendet in seinem ventralen Theil die Carotis externa, in seinem dorsalen, am Übergang in die Aortenwurzel, die Carotis interna. Der folgende Bogen (4) ist der vierte der Reihe. Er bleibt bei der Mehrzahl der höheren Formen allein als Aortenwurzel bestehen, so dass man ihn zweckmäßig als Aortenbogen kurz unterscheidet. Nur bei den *Schildkröten* erhält sich daneben noch der Zusammenhang des sechsten oder Pulmonalisbogens mit der Aorta.

Der Glossopharyngeus ist nun bekanntlich der Nerv des dritten Visceral- (ersten Kiemen-) bogens und liegt dem entsprechend an der oralen Seite des zum gleichen Gebiet gehörigen Carotidenbogens. In seiner Lage zwischen zweiter und dritter Kiemenspalte und vor dem Carotidenbogen konnte ich ihn leicht bei Embryonen von *Tropidonotus natrix* feststellen (Fig. 22 Taf. II).

Auf das Gebiet des Glossopharyngeus folgt das des Vagus. Diesem entspringen, wie VAN BEMMELEN bei *Hatteria*, *Pseudopus*, *Platydactylus* und *Iguana* feststellte, zunächst drei Äste. Deren erster geht vom Ganglion trunci aus und bildet den N. laryngeus superior. Der Vagusstamm selbst liegt nach außen von den Gefäßbogen. Der Laryngeus superior läuft nun an der caudalen Seite des Carotidenbogens und der ihm angelagerten Carotidendrüse vorbei an die Innenseite des Gefäßes und zieht, dem Ösophagus einen Ast abgebend, zur Trachea und zum Larynx.

Die Carotidendrüse (Carotiskörperchen) ist ein Derivat der dritten Kiemenspalte (Visceraltasche) (VAN BEMMELEN, MAURER, 17). Danach wird man schon mit VAN BEMMELEN den caudal von ihr gelegenen Nerven mit dem ersten Branchialast des Vagus der Fische homo-

logisiren. Als solcher dokumentirt er sich auch bei den von mir untersuchten Embryonen der *Ringelnatter* (Fig. 22 Taf. II). Er zieht hier nach seinem Ursprung vom Vagusstamm medianwärts an der caudalen Seite der dritten Schlundspalte vorbei und in oralwärts gerichtetem Laufe gegen die Trachea hin. Durch dieses Verhalten ergiebt er sich im Speciellen als ein Homologon des Ramus posttrematicus des ersten Kiemenastes des Vagus, also als der Hauptnerv des vierten Visceralbogens (zweiten Kiemenbogens), dem als Gefäß der Aortenbogen (4) angehört.

Als Nerv des vierten Visceralbogens ist der Laryngeus superior durch FRORIEP (7) auch bei *Rinds*-Embryonen erkannt worden und ist in dieser Eigenschaft auch bei den mir zu Gebote stehenden *Echidna*-Embryonen leicht nachweisbar.

Jenseits des Abganges des Laryngeus superior entsendet der Vagusstamm, wie VAN BEMMELEN zuerst zeigte, einen dünneren Ast, der am Aortenbogen das Verhalten des Laryngeus superior zum Carotidenbogen wiederholt, d. h. er schlägt sich an der caudalen Seite des Bogens herum, um medial von ihm zur Ösophaguswand zu laufen und diese zu versorgen. Ist dieser Ast des Vagus auch bedeutend schwächer als der Laryngeus superior, so wird man doch kein Bedenken tragen, ihn als jenem homodynam, also als den zweiten Branchialast des Vagus zu beurtheilen. Er ist ursprünglich, wenigstens mit seinem mächtigsten Ast, der Nerv des fünften Visceral- (dritten Kiemen-) Bogens. Der ihm zugehörige Arterienbogen, also der fünfte der Reihe, ist schon frühzeitig der Rückbildung verfallen.

Der letzte hier in Frage stehende Vagusast ist der Nervus recurrens, der als Laryngeus inferior am Kehlkopf endet. Er nimmt seinen Weg bekanntlich um den postembryonal schwindenden sechsten Arterienbogen, den Pulmonalisbogen, herum, und zieht an dessen Innenseite nach vorn, gelangt zur Trachea, und läuft an ihr entlang zum Larynx empor, um hier, wie wir unten ausführen wollen, die Muskulatur zu innerviren. Auch er ist, wie es in GEGENBAUR's (10) vergleichender Anatomie geschieht, als Ramus branchialis anzusprechen. Das erhellt aus der Art seines Verlaufes, die ihn in Übereinstimmung zeigt mit dem Laryngeus superior, und ferner aus der Thatsache, dass er Muskeln innervirt, die einem früheren Kiemenbogen zugehörten, eben die Kehlkopfmuskeln. VAN BEMMELEN trug noch Bedenken, den Recurrens bestimmt als Ramus branchialis zu deuten. Welchem Bogen er zugehört ist nicht schwer festzustellen. Die Lage des Nerven caudal von dem sechsten Arterienbogen (Pul-

monalisbogen) zeigt, dass er jedenfalls der Nachbarschaft der sechsten Kiemenspalte angehört haben wird. Da er motorische Fasern führt, wird in ihm ein Ramus posttrematicus erhalten sein. Man wird ihn also der Hinterseite der sechsten Spalte, oder dem siebenten Visceralbogen zuweisen, d. h. dem Bogen, der auch, wie sich aus anderen Gründen ergab, das Skelet und die Muskulatur des Kehlkopfes geliefert hat. Der Nervus recurrens ist also der vierte Ramus branchialis vagi, der bei den fünf und mehr ausgebildete Kiemenbogen besitzenden Fischen in typischer Ausbildung erhalten ist. Der dritte Ramus branchialis vagi oder der Hauptnerv des sechsten Visceral- (vierten Kiemen-) Bogens ist demnach völlig geschwunden.

Meine eigenen Erfahrungen über Ursprung und Verlauf der Nn. laryngei bei *Lacertiliern* betreffen vor Allem ***Cyclodus*** und ***Platydactylus***.

Bei *Cyclodus* (Fig. 13) entspringt der N. laryngeus superior (*Lar.sup*) vom Vagus etwas hinter der Stelle, an welcher der Hypoglossus (*XII*) ihn kreuzt. Sein Beginn ist durch eine kleine gangliöse Anschwellung ausgezeichnet, die mit dem Grenzstrang durch einen dünnen Ast in Verbindung steht. Der Nerv zieht dann schräg caudalwärts, umfasst den Carotidenbogen dicht an der Carotidendrüse und biegt damit nach vorn um. Dann sendet er, dicht dem Ösophagus angelagert, zu jenem einen Ast und gelangt, dorsal vom hinteren Zungenbeinhorn hinwegziehend zum Luftweg, um hier mit dem Recurrens (*Rec*) in Verbindung zu treten. Auch bei *Cyclodus* besteht der Ramus branchialis II vagi noch fort in einem kleinen vom Ganglion trunci ausgehenden Ast, der um den Aortenbogen herum zur Ösophaguswand verläuft. Vom Ganglion trunci ging auch ein Ast zum Grenzstrang ab. Ein Stück weit caudal vom Ganglion entsendet endlich der Vagus den N. recurrens, der gleich nach vorn und abwärts zieht, an der Innenfläche der Arterienbogen vorbei zur Trachea gelangt, um zum Kehlkopf aufzusteigen.

Gegenüber den Befunden VAN BEMMELEN's an anderen Arten erscheint kaum erwähnenswerth, dass bei *Cyclodus* das Ganglion trunci etwas weiter caudal liegt. Das kleine Ganglion am Abgang des Laryngeus superior ist wohl als der dem Nerven zugehörige Theil dieses Ganglions aufzufassen, der hier liegen blieb, während die Hauptmasse des Ganglions caudalwärts rückte.

B.

Jetzt sehen wir uns etwas genauer die Art und Weise an, wie sich die Nerven in der Nachbarschaft des Larynx verhalten. Wir beginnen mit den *Lacertiliern*.

Bei dem untersuchten Exemplar von ***Cyclodus*** (Fig. 14 Taf. I) treffen wir Verschiedenheiten zwischen rechts und links. Rechts verbindet sich Laryngeus superior (*Lar.sup*) und inferior (*Rec*) dicht bevor sie an die Dorsalfläche des Zungenbeinhorns treten, auf eine kurze Strecke, um gleich wieder aus einander zu gehen und dann zum zweiten Mal endgültig zu verschmelzen. Der dadurch gebildete Stamm schickt Äste zur Wand des Ösophagus und gelangt zum Kehlkopf. Links vereinigen sich Laryngeus superior und inferior. Aus dem beiden gemeinsamen Stamm geht gleich ein dünner Ast ab, der seitlich von der Trachea nach vorn läuft und offenbar für die Schleimhaut des Ösophagus beziehungsweise Pharynx bestimmt ist. Die Fortsetzung des Stammes, der wohl jedenfalls außer Recurrensfasern auch Fasern des Laryngeus superior enthält, zieht seitlich an der Trachea zum Kehlkopf empor. Zu letzterem gelangen also zwei aus zwei verschiedenen Bestandtheilen gebildete Nerven. Beide setzen sich am caudalen Rand des Sphincter laryngis (*Sph*) durch eine quere Kommissur, wie sie zuerst durch Fischer bekannt geworden ist, in Verbindung und dringen dann am ventralen Rand des Dilatator laryngis (*Dil*) jederseits in den Kehlkopf ein. Beachtenswerth ist, dass hier eben so, wie es van Bemmelen bei *Hatteria* schildert, der Glossopharyngeus keinerlei Verbindung mit den Nn. laryngei eingeht. Er vereinigt sich vielmehr nur mit dem einen der beiden Äste, in welche der Hypoglossusstamm sich zerlegt (Fig. 13). Die Befunde bei *Cyclodus* lassen also noch unentschieden, ob der Laryngeus superior oder inferior die motorischen Fasern enthält.

Bei ***Platydactylus*** spec.? findet sich auch der Glossopharyngeus in Verbindung mit einem der Kehlkopfnerven (Fig. 15 *IX*). Der N. laryngeus inferior (*Rec*) trifft unter einem annähernd rechten Winkel auf einen Ast der Glossopharyngen, der sich mit dem gleichen Ast der anderen Seite zu der bekannten Kommissur an der ventralen Seite des Larynx vereinigt. Von dem Knotenpunkt beider Nerven entspringen die in den Kehlkopf eindringenden Äste, nachdem schon kurz vor der Vereinigung der Laryngeus inferior selbständig einen Ast dorthin gesandt hat. Der Laryngeus superior (*Lar.sup*), der einen ganz dünnen Faden vorstellt, läuft seitlich vom Inferior nach vorn und kreuzt den erwähnten Glossopharyngeusast. Dann gelangt

er zur Pharynxschleimhaut in der Nachbarschaft des Kehlkopfeingangs.

Das Verhalten an der Kreuzungsstelle von Laryngeus superior und Glossopharyngeus zeigt, dass höchstens ein ganz unbedeutender Austausch von Fasern zwischen beiden Nerven stattfindet. Sie scheinen einfach über einander wegzuziehen. Jedenfalls könnte nur eine minimale Anzahl von Fasern aus dem Laryngeus superior zum Kehlkopf abbiegen. Daraus ergiebt sich mit der größten Wahrscheinlichkeit, dass der Laryngeus superior keinen Antheil an der Innervation der Kehlkopfmuskeln haben kann. Es steht also für die letztere der Glossopharyngeus und Recurrens zur Wahl. Dass nun aber der Glossopharyngeus als motorischer Nerv für den Kehlkopf nicht in Betracht kommen kann, braucht keiner Erwähnung. Überdies ist bei *Hatteria* (VAN BEMMELEN) und *Cyclodus* nachgewiesen, dass er sich gar nicht an der Versorgung des Larynx zu betheiligen braucht. Nach Ausschluss des Glossopharyngeus und des Laryngeus superior erweist sich also der Recurrens (Laryngeus inferior) wie bei den Säugethieren als der motorische Nerv des Kehlkopfes.

Wenn FISCHER's Darstellung ein anderes Resultat ergiebt, so ist das darauf zurückzuführen, dass gerade hier die FISCHER'schen Ergebnisse unvollkommen sind. Wie VAN BEMMELEN gezeigt hat ist die Beurtheilung der Nn. laryngei durch FISCHER desswegen vielfach irrthümlich, weil er die Lage der Nerven zu den Arterienbogen nicht berücksichtigt hat.

Auch bei *Krokodilen* und *Schildkröten* treffen wir den N. laryngeus superior und inferior (recurrens) an. Der erstere, auch als Laryngo-pharyngeus bezeichnet, zeigt aber einen etwas anderen Verlauf als bei den *Lacertiliern*. Der dritte Arterienbogen hat ja hier seine Verbindung mit der Aortenwurzel eingebüßt. Der Descensus des Herzens übt in Folge dessen keinen Einfluss mehr auf den Laryngeus superior aus. Er wird nicht wie bei den *Lacertiliern* mitgenommen, sondern zieht in geraderem Verlauf zu seinem Endgebiet. Es ist aber durch BOJANUS (3) ein Fall bekannt geworden, in dem bei einer *Emys* der dorsale Zusammenhang des Carotidenbogens mit der Aortenwurzel erhalten blieb. Hier hat dann der Laryngeus superior noch den sonst nur für die *Lacertilier* charakteristischen rekurrenten Verlauf (3, Fig. 110). Die richtige Deutung dieses Verhaltens finden wir erst bei VAN BEMMELEN. BOJANUS selbst hielt

den fraglichen Nerven für den Recurrens vagi und glaubte, dass der Laryngeus superior bei jenem Exemplar fehle.

Bei den *Krokodilen* ist durch VAN BEMMELEN das Bestehen eines typischen N. recurrens vagi gesichert worden, nachdem durch FISCHER die Richtigkeit der Darstellung des Nerven durch BENDZ (2) bezweifelt worden war. VAN BEMMELEN gelangt auch zu der Vorstellung, dass vielleicht Recurrensfasern an der Kehlkopfinnervation betheiligt sind, die im Übrigen durch den Laryngeus superior und den Glossopharyngeus besorgt wird.

Meine Erfahrungen erstrecken sich auf ***Crocodilus biporcatus*** (Fig. 16 Taf. I). In bekannter Weise entspringt der Laryngeus superior (Laryngo-pharyngeus) direkt vom Ganglion vagi (*X*) an der Schädelöffnung des Nerven und nimmt bald einen kleinen Ast des Glossopharyngeus (*IX*) auf. Dann theilt sich der Stamm. Ein vorderer Ast strebt direkt auf den Kehlkopf zu und nimmt einen starken Zweig vom Glossopharyngeus (*IX*) auf. An der Seite des Kehlkopfes verbindet er sich mit dem längs der Trachea aufsteigenden Recurrens (*Rec*). Ein hinterer Ast des Laryngeus superior, der schon BENDZ bekannt war, zieht gleich gerichtet mit dem Vagusstamme caudalwärts, giebt Äste an Ösophagus und Trachea und verbindet sich mehrfach mit dem Recurrens. Den Recurrens selbst fand ich in dem gleichen Verhalten wie bei den *Lacertiliern* und entsprechend der Verlagerung des Herzens stark verlängert. Nach seinem Abgang vom Vagusstamm jenseits des Ganglion trunci (VAN BEMMELEN) erreicht er aufsteigend die Trachea und zieht an deren Seite cranialwärts, bis er mit dem vorderen Ast des Laryngeus superior in Verbindung tritt. Laryngeus superior und recurrens bilden dann gemeinsam die Larynxcommissur, von der die Äste zum Kehlkopf abgehen. Mir scheint, dass nach diesen an zwei Exemplaren gewonnenen Befunden es nicht zweifelhaft sein kann, dass der Recurrens auch hier bis zum Kehlkopf aufsteigt.

Für die *Schildkröten* scheint die Betheiligung des Recurrens an der Kehlkopfinnervation noch nicht ganz festzustehen. Allerdings finden wir bei BENDZ für *Testudo* die Angabe, dass der Recurrens bis zum Kehlkopf emporsteigt. Das Gleiche scheint auch SWAN (20) gefunden zu haben bei *Testudo mydas* und *imbricata* (nach VAN BEMMELEN). BOJANUS stellt dagegen für *Emys* als Regel dar, dass der Recurrens sich in Abgabe von Ästen an Trachea und Ösophagus bald erschöpft und nicht bis zu den vorderen Theilen des Luftwegs gelangt (3, Fig. 104, 107, 108). Nur als Ausnahme bildet er einen

Fall ab, in dem der Recurrens vorn sich mit dem Laryngeus superior zu gemeinsamem Lauf zusammenschloss. VAN BEMMELEN andererseits beschreibt bei *Testudo*, dass der Recurrens, nicht wie wir es bisher fanden, dicht an der Trachea entlang zieht, sondern in einiger Entfernung von ihr den Ösophagus begleitet und sich mit dem Laryngeus superior etwa in der Mitte der Länge desselben verbindet. Die Art des Zusammentreffens beider Nerven ist derart, dass es sehr zweifelhaft erscheinen muss, ob dadurch Recurrensfasern dem Larynx zugeführt werden (1, Fig. 1 Taf. I).

Die eigene Untersuchung betraf ***Emys europaea*** und ***Testudo*** spec.? Bei den zwei untersuchten Exemplaren von *Emys* konnte ich beiderseits nachweisen, dass der Recurrens längs der Trachea bis zum Kehlkopf aufsteigt und in ihn eintritt. Der Nerv ist jedoch recht schwer zu verfolgen, da er ganz dicht der Trachealwand angeschlossen ist und naturgemäß auch eine recht unbedeutende Stärke besitzt. Man kann leicht genug dazu kommen, sein Ende früher anzunehmen und die Fortsetzung zum Kehlkopf zu übersehen, wenn man nicht besonders darauf achtet. Das gleiche Verhalten konnte ich bei *Testudo* feststellen. Der N. recurrens erreicht erst etwas oberhalb der Abgangsstelle vom Vagus die Seite der Trachea, legt sich ihr dann mit seinem Stamm unmittelbar an und läuft in dem sie umhüllenden Bindegewebe aufwärts zum Kehlkopf empor. Hier konnte ich ihn in ausgiebiger Verbindung mit den Zweigen des N. laryngeus superior (N. laryngo-pharyngeus) nachweisen, der, wie bekannt, am Vagusstamm dicht nach dessen Austritt aus der Schädelhöhle entspringt und in leichtem Bogen zum Kehlkopf hinabsteigt (Fig. 17 Taf. I). Ein Ast des Recurrens (Laryngeus inferior) zog über den Dilatator (*Dil*) weg, um in den Laryngeus superior einzumünden (rechte Seite der Fig. 17). Der andere Ast durchsetzte den Ursprung des Dilatators und theilte sich unter dem Muskel weiter. Einzelne dünne Äste verschwanden am caudalen Rand des Sphincter laryngis, ein stärkerer Zweig ging in einen Ast des Laryngeus superior über und führte ihm also an einer zweiten Stelle Recurrensfasern zu (linke Seite der Fig. 17).

Diese Erfahrungen bringen mich zur Überzeugung, dass die *Schildkröten* sich nicht anders verhalten als die *Lacertilier* und *Krokodile*, dass auch bei ihnen ganz allgemein der Recurrens nach seinem Verlauf längs der Trachealwand an der Innervation des Kehlkopfes Antheil nimmt.

Eine bemerkenswerthe Besonderheit in der Innervation des Kehlkopfes weisen die *Schlangen* auf.

Ich untersuchte ***Python reticulatus*** und ***Tropidonotus natrix***. In meiner Darstellung will ich mich an die bei *Python* bestehenden Verhältnisse halten (Fig. 18 Taf. I). Drei Nerven stehen hier in Beziehung zum Kehlkopf, der sog. Hypoglossus (*XII*), der Glossopharyngeus (*IX*) und ein Ast des Vagus, der, wie ich unten zeigen werde, den Namen eines Laryngeus communis verdient (*Lar. comm*). Der Nerv löst sich dicht hinter dem Kopf vom Stamm des Vagus ab. Scheinbar hat also der Recurrens keinen Antheil an der Innervation des Kehlkopfes. VAN BEMMELEN sprach aber bereits die Ansicht aus, dass der von mir als Laryngeus communis bezeichnete Nerv aus Recurrensfasern besteht, die weiter caudal aus dem Recurrensstamm in den Vagus eintreten (Fig. 19), in ihm kopfwärts laufen, und ihn dann in dem eben geschilderten Ast verlassen.

Wir betrachten jetzt die Kehlkopfnerven im Einzelnen und beginnen mit dem Glossopharyngeus. Der Nerv entfernt sich dicht hinter dem Unterkieferwinkel von dem Vagusstamm, zieht dann über die Carotis interna (*Car.int*) weg und verfolgt den Lauf der als Carotis externa (*Car.ext*) bezeichneten Arterie. Er ist dabei der Wand der Mundhöhle dicht angelagert. Dann kreuzt er die Ventralseite des Musculus protractor laryngis (*Prtr*), erreicht die Seite der Trachea und verschmilzt zu weiterem Verlauf mit dem Laryngeus communis. Unterwegs giebt er einen langen dünnen Ast ab, der in den Retractor laryngis (*Retr*) eintritt (s. pag. 12). Den Glossopharyngeus deutete VAN BEMMELEN als Laryngeus superior, wie aus der Beschreibung und der Abbildung der Nerven der *Ringelnatter* (1, Fig. 6 Taf. II) hervorgeht. Nach ihm fehlt der Glossopharyngeus entweder oder ist im Hypoglossus verborgen. Wir werden sehen, dass es sich bei dem geschilderten Nerven thatsächlich um den Glossopharyngeus handeln muss und schließen uns daher der von VOGT (21) und JOHANNES MÜLLER (18) bereits gegebenen Auffassung des Nerven an.

Dicht neben dem Glossopharyngeus zieht der Ramus anterior des Hypoglossus (*XII''*) einher. Auch er zieht über den Protractor laryngis hinweg, und dabei schickt er Äste in den Muskel hinein. Wir sahen bereits oben (pag. 12), dass die Innervation des Retractors vom IX. und die des Protractors vom XII. Nerven beweisen, dass beide Muskeln nichts mit den eigentlichen Kehlkopfmuskeln zu thun haben.

Vom Vagusstamme geht dann der Nervus laryngeus communis ab. Der Ursprung lag etwa im Querschnittsniveau des caudalen Endes des Zungenbeins (*Hy*). Der erste Beginn des Nerven ist durch eine kleine gangliöse Anschwellung ausgezeichnet. Wir verfolgen den Nerven wie er an der Innenseite der Carotis communis zur Pharynxwand gelangt, ihr dicht angelagert nach vorn und medianwärts zieht, dann den Ursprung des Retractor laryngis kreuzt, und sich endlich der Trachea anlegt. Dort sehen wir ihn weiter oralwärts verlaufen, und vorn mit dem Glossopharyngeus verschmelzen.

Wir sehen uns jetzt noch nach dem Recurrens um (Fig. 19 Taf. II *Rec*). Er geht vom Ganglion trunci (*Gangl.tr*) des Vagus ab, schlägt sich dicht um den Aortenbogen herum und trifft alsbald auf die Trachea, um an ihr entlang zu ziehen. Dabei trennt er sich mehrfach in zwei dünnere Äste, die bald wieder mit einander verschmelzen. Nachdem der Nerv auf eine Strecke (von etwa 9 cm) die Luftröhre begleitet hat, läuft er in den Vagusstamm ein. Das Gleiche zeigt auch der Recurrens bei *Tropidonotus*. Die Darstellung des Recurrens von VAN BEMMELEN wird also vollkommen bestätigt. Schon BENDZ (2) hatte übrigens etwas Ähnliches beobachtet, aber nicht in dem Sinne wie VAN BEMMELEN gedeutet. Er beschreibt nur, dass ein Ast des Vagus mit dem Recurrens in Anastomose tritt. Jedenfalls besteht die Möglichkeit, dass Recurrensfasern weit im Vagus hinaufsteigen und eventuell im Laryngeus communis abgegeben werden. Der Beweis hierfür ist aber noch nicht erbracht.

Es wird sich also für uns jetzt um die Beurtheilung des Nervus laryngeus communis handeln. Dazu untersuchen wir zunächst einen jungen Embryo von *Tropidonotus* (vom 3. Tage nach der Eiablage). Der Embryo wurde in Schnitte zerlegt, welche die Kiemenbogen in querer Richtung trafen, dann ist es nicht schwer die Arterienbogen und die Nerven mit Sicherheit zu bestimmen (Fig. 22 Taf. II).

Im vorliegenden Stadium bestehen noch drei Arterienbogen, nämlich der Carotiden- (3.), Aorten- (4.) und Pulmonalisbogen (6.) (letzterer fällt nicht mehr in den Schnitt, welchen Fig. 22 wiedergiebt). Die dorsale Verbindung des Carotidenbogens mit dem Aortenbogen ist aber bereits zu einem ganz dünnen Gefäß geworden. Vier Kiementaschen sind leicht nachweisbar und grenzen das Gebiet der einzelnen Bogen deutlich gegen einander ab. In dem Bereich vor der ersten Spalte sieht man den Trigeminus mit seinem Ganglion. Im zweiten Bogen findet man unschwer den Facialis (VII). Bei einer Verfolgung des Nerven nach dem Gehirn zu wird auch der

Acusticus sichtbar. Im dritten Visceralbogen trifft man an der vorderen Seite des Carotidenbogens den Glossopharyngeus (*IX*). Die Lage des Nerven sichert unbedingt seine Benennung. An seinem Ursprung findet man sein Ganglion, dasselbe ist von dem des Vagus getrennt. Als Nerven des vierten Bogens finden wir einen Ast des Vagus, zwischen dritter Kiemenspalte und Aortenbogen (4). Er ist bis zur Seite des Luftweges zu verfolgen. Dieses Verhalten zeigt, dass wir es nur mit dem N. laryngeus superior zu thun haben können, der ja dem ersten Ramus branchialis vagi homolog ist (s. pag. 13). Einen Nerven im Bereich des fünften Visceralbogens, also an der Hinterseite der vierten Kiemenspalte, habe ich nicht auffinden können. Der bei den *Lacertiliern* und *Hatteria* nur schwache Nerv scheint also hier gänzlich geschwunden zu sein. Endlich entsendet an der Caudalseite des primitiven sechsten Arterienbogens (Pulmonalbogens) der Vagus den R. recurrens zum Luftweg, dem er sich dicht anlagert. Der Vagusstamm selbst ist hier zu einem Ganglion angeschwollen, dem Ganglion trunci. In der Nachbarschaft des Vagusstammes liegt der als Hypoglossus (*XII*) bezeichnete Nerv.

Die hier beim Embryo nachweisbaren Nerven sind nicht ohne Weiteres auf die des fertigen Thieres zu beziehen. Wir sehen beim Embryo hinter dem Glossopharyngeus zwei Vagusäste den vorderen Theil des Luftweges versorgen (Laryngeus superior und Recurrens), beim fertigen Thier scheinbar nur einen (Lar. communis). Dies Verhalten klärt sich aber auf, sowie wir den Abgang dieses Nerven vom Vagusstamme untersuchen.

Bei *Tropidonotus* (Fig. 20 Taf. II) zeigte sich bei mikroskopischer Untersuchung der betreffenden Stelle, dass der Nervus laryngeus communis sich aus zwei Wurzeln zusammensetzt. Die eine besteht aus Nervenfasern, die aus dem cranialen Theil des Vagus stammen und unter spitzem Winkel sich vom Stamm ablösen (*Lar.sup*). Die zweite Wurzel kommt aus dem caudalen Theil des Vagus und läuft genau entgegen der oberen Wurzel nach vorn (*Rec*); beide vereinigen sich dann zum Stamm des Laryngeus. Erwähnen will ich noch, dass die vordere Wurzel noch einen kleinen Zuwachs bekam durch ein Faserbündel, das zum größeren Theil aus dem oberen zum geringeren aus dem unteren Bereich des Vagus stammt. An der Abgangsstelle der unteren Wurzel des Laryngeus fand sich eine Anhäufung von größeren Ganglienzellen, eine solche von kleineren am Beginn des Laryngeus selbst. Die doppelte Her-

kunft der Fasern des Laryngeus ließ sich auch bei *Python reticulatus* (Fig. 21) erweisen, sowohl an einer Schnittserie, als auch bei Untersuchung des ganzen, durchsichtig gemachten Nerven. Nur ist hier die Vereinigung der oberen und unteren Wurzel noch etwas früher erfolgt. Beide treffen noch innerhalb des Vagusstammes zusammen, um dann gemeinsam den Vagus zu verlassen.

Was nun die Deutung dieses Befundes angeht, so wird es keinem Zweifel unterliegen können, dass der absteigende Bestandtheil des Nerven dem Laryngeus superior (*Lar.sup*) entspricht. Es wird aber wohl auch nicht bezweifelt werden können, dass die aufsteigende Wurzel die Fasern enthält, welche dem Vagusstamm unten durch den N. recurrens zugeführt wurden (Fig. 19). Der Recurrens hat sich demnach eine Strecke weit dem Vagus angeschlossen. Dass dies aber geschah, wird dadurch verständlich, dass beide Nerven ja einen weiten Weg gemeinsam zu durchlaufen hatten.

So verdient also der Kehlkopfast des Vagus der *Schlangen* in der That den Namen eines Laryngeus communis, indem er einerseits, wie es schon VAN BEMMELEN vermuthete, die Fasern des Recurrens, andererseits auch die des Laryngeus superior enthält. Also auch bei den Schlangen betheiligt sich der Laryngeus inferior (recurrens) an der Innervation des Kehlkopfes.

Dadurch ist es aber natürlich klar, dass der oben bei der Schilderung der *Python*-Nerven als Glossopharyngeus bezeichnete Nerv nicht etwa, wie es VAN BEMMELEN wollte, den Laryngeus superior repräsentirt, sondern in der That den Glossopharyngeus vorstellt.

Bei allen Reptilien haben wir also Berechtigung zu der Annahme, dass der Recurrens bis zum Kehlkopf gelangt, trotz des oft weiten, von ihm zurückzulegenden Weges. Dass er dann aber überall die Kehlkopfmuskulatur versorgt, wird keinem Zweifel unterliegen können, nachdem er sich für die *Lacertilier* direkt erweisen ließ.

Damit schließen wir die Darstellung des Kehlkopfes der *Amphibien* und *Reptilien*, in der Absicht, an anderer Stelle die gewonnenen Ergebnisse zu verwerthen. Dort sollen auch die wichtigen Beziehungen, die sich zwischen Nasenhöhle und Kehlkopfeingang bei den *Reptilien* herausgebildet haben, zur Sprache kommen.

Heidelberg, den 24. April 1899.

Litteraturverzeichnis.

1) J. F. van Bemmelen, Beiträge zur Kenntnis der Halsgegend bei Reptilien. I. Anatom. Theil. 1887.
2) H. Bendz, Bidrag til den Sammenlignende Anatomie of Nervus glossopharyngeus, Vagus, Accessorius Willisii og Hypoglossus hos Reptilierne. Kongl. Danske Videnskab. Selskab. Naturwid. og Mathemat. Afhandlinger. Deel X. Kjöbenhavn 1843.
3) L. H. Bojanus, Anatome Testudinis europeae. Vilnae 1819.
4) G. Bronn, Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. 3. Abtheil. Reptilien.
5) Eug. Dubois, Zur Morphologie des Larynx. (Schluss.) Anat. Anzeiger Heft 9. Bd. I. 1886.
6) J. G. Fischer, Die Gehirnnerven der Saurier, anatomisch untersucht. Abhandlungen des naturw. Vereins in Hamburg. Bd. II. 1852.
7) A. Froriep, Über die Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus und über die Bedeutung des Hypoglossus. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheil. 1885.
8) M. Fürbringer, Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift für C. Gegenbaur. Bd. III. Leipzig 1897.
9) C. Gegenbaur, Die Epiglottis. Vergleichend-anatomische Studie. Leipzig 1892.
10) —— Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I. Leipzig 1898.
11) E. Göppert, Die Kehlkopfmuskeln der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXII. Leipzig 1894.
12) —— Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien. I. Theil. Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXVI. Leipzig 1898.
13) A. Günther, Contributions to the Anatomy of Hatteria. Philos. Transact. 1867.
14) J. Henle, Vergleichend-anatomische Beschreibung des Kehlkopfes. Leipzig 1839.
15) F. Leydig, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
16) A. Milani, Beiträge zur Kenntnis der Reptilienlunge. II. Theil. Zoolog. Jahrbücher. Abtheilung für Anatomie und Ontogenie. Bd. X. Jena 1897.
17) F. Maurer, Schilddrüse, Thymus und andere Schlundspaltenderivate bei der Eidechse. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXVII. Leipzig 1899.
18) Johannes Müller, Vergleichende Neurologie der Myxinoiden. Abhandl. der k. Akademie der Wissenschaften zu Berlin aus dem Jahre 1838. Berlin 1839.
19) G. Osawa, Beiträge zur Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata. Archiv für mikr. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. XLIX. Bonn 1897.

20) J. Swan, Illustrations of the comparative anatomy of the nervous system. 1837.
21) C. Vogt, Zur Neurologie von Python tigris. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftl. Medicin. Herausgegeben von Johannes Müller. Jahrgang 1839. Berlin.
22) R. Wiedersheim, Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus. Morph. Jahrbuch. Bd. I. 1876.
23) —— Das Respirationssystem der Chamäleoniden. Berichte der naturforsch. Gesellschaft zu Freiburg i. B. Bd. I. 1886.
24) —— Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 2. Aufl. Jena 1886.
25) —— Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 4. Aufl. Jena 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I und II.

Abkürzungen.

IX Glossopharyngeus,
X Vagus,
XII Hypoglossus,
Ar Arytänoid,
C.I—III I.—III. Zungenbeinhorn,
Car.ext., int., comm Carotis externa, interna, communis,
Ck Carotidenkörperchen (= Drüse),
Constr Constrictor laryngis,
Cr Cricoid,
Dil Dilatator laryngis,
Gangl.tr Ganglion trunci,
Hy Hyoid,
Li Zunge,
Lar.sup., inf., comm Nervus laryngeus superior, inferior, communis,
M.lar.ventr., dors Musculus laryngeus ventralis, dorsalis,
Proc.a.inf., sup Processus anterior inferior, superior,
Procr Procricoid,
Prtr Protractor laryngis,
Rtr Retractor laryngis,
Rec Nervus recurrens,
Sph Sphincter laryngis,
Symp Grenzstrang des Sympathicus,
Tr Trachea,
Th Thymus.

In allen Figuren, welche nicht Schnitte darstellen, sind Knorpel blau, Knochen gelb, Muskeln braun, Blutgefäße roth, Nerven schwarz gehalten.

Fig. 1. Hatteria punctata. Kehlkopf und Beginn der Trachea. Dorsalansicht. 2,5/1. Rechts ist der Dilatator entfernt.
Fig. 2. Tropidonotus natrix. Kehlkopf und Beginn der Trachea. Dorsalansicht. 4,5/1. Rechts ist der Dilatator entfernt.
Fig. 3. Crocodilus biporcatus. Kehlkopf und Beginn der Trachea von der Dorsalseite. 5/1. Links ist der Dilatator entfernt. *J* dorsale Zwischensehne zwischen den Schließmuskeln beider Seiten.
Fig. 4. Chelonia Midas. Kehlkopf, Beginn der Trachea und Zungenbein. Dorsalansicht. 2/1.
Fig. 5. Tropidonotus natrix. Querschnitt durch den vorderen Theil des Larynx. 35/1. *J* Inskription zwischen M. laryngeus dorsalis und ventralis.

Fig. 6. Tropidonotus natrix. Querschnitt durch den hinteren Theil des Larynx. 35/1.

Fig. 7. Coronella laevis. 105 mm langer Embryo. Horizontaler Längsschnitt durch den vorderen Theil des Luftweges. Kombinirt aus drei Schnitten. 60/1. *Dil'* am caudalen Theil, *Dil''* am cranialen Theil des Arytänoids inserirender Theil des Dilatator laryngis. Zwischen beiden sind die Fasern des Constrictor im Schrägschnitt getroffen (*Constr*).

Fig. 8. Coronella laevis. Querschnitt durch den vorderen Theil des Larynx. 35/1. *M.lar.dors* an der vorderen Insertion des Dilatators und an der Endsehne desselben entspringender Theil des Laryngeus dorsalis.

Fig. 9. Coronella laevis. Querschnitt durch den hinteren Theil des Larynx. 35/1. Der Schnitt trifft die hintere Insertion des Dilatators (vgl. Fig. 7 *Dil'*).

Fig. 10. Amphisbaena fuliginosa. Querschnitt durch den hintersten Theil des Larynx mit dem Ursprung des Dilatators (*Dil*). 45/1.

Fig. 11. Amphisbaena fuliginosa. Querschnitt durch den vorderen Theil des Larynx. 45/1. *Dil''* Endsehne der zweiten Portion des Dilatators nimmt die dritte Portion (*Dil'''*) auf.

Fig. 12. Amphisbaena fuliginosa. Querschnitt durch den hinteren Theil des Larynx mit der Insertion der ersten Portion des Dilatators (*Dil'*). *Dil''* zweite Portion des Dilatators bereits von der Hauptmasse abgelöst. *Dil'''* dritte Portion noch vor ihrer Trennung von der ersten Portion.

Fig. 13. Cyclodus. Hintere Gehirnnerven (Glossopharyngeus, Vagus, Hypoglossus). Verhalten der Vagusäste zu den beiden Arterienbogen (*3* Carotiden-, *4* Aortenbogen). Ansicht von außen.

Fig. 14. Cyclodus. Ansicht des Larynx und der Trachea von der Ventralseite. 4/1. Der größte Theil des Hyoids ist entfernt.

Fig. 15. Platydactylus. Ansicht des Larynx und der Trachea von der Ventralseite. 4/1. Nur ein Theil des Hyoidkörpers ist erhalten.

Fig. 16. Crocodilus biporcatus. Larynx und Trachea von der Ventralseite. Die hinteren Gehirnnerven sind von ihrer Austrittsstelle aus dem Schädel an dargestellt. 3/1.

Fig. 17. Testudo. Larynx und Trachea von der Ventralseite. 3/1. Vom Körper des Hyoids ist der Theil erhalten, von dem der Sphinkter entspringt (*Hy*). Aus dem rechten Dilatator ist ein Stück herausgeschnitten, um den weiteren Verlauf des N. recurrens (*Rec*) und seine Verbindung mit dem N. laryngeus superior (*Lar.sup*) zu zeigen.

Fig. 18. Python reticulatus. Kopf von links und unten. 1/1. Zunge (*Li*) und Luftweg (*Tr*) von der Ventralseite her freigelegt. *XII'* hinterer, *XII''* vorderer Ast des Hypoglossus. Die Figur soll die Innervation des Protractor und Retractor laryngis (*Prtr*, *Retr*) durch Hypoglossus und Glossopharyngeus (*XII''*, *IX*), sowie den Verlauf des N. laryngeus communis (*Lar.comm*) und seine Vereinigung mit dem Glossopharyngeus darstellen.

Fig. 19. Python reticulatus. Trachea, Carotis communis und Vagus in der Gegend des Aortenbogens. Von links gesehen. 1,5/1. Zur Darstellung

der freien Strecke des Nervus recurrens, seines Ursprungs vom Ganglion trunci (*Gangl.tr*) und seines rückläufigen Eintrittes in den Stamm des Vagus (*X*).

Fig. 20. Tropidonotus natrix. Vagus an der Abgangsstelle des N. laryngeus communis (*Lar.comm*) (Glycerinpräparat). 30/1.

Fig. 21. Python reticulatus. Längsschnitt durch den Vagus an der Abgangsstelle des N. laryngeus communis (*Lar.comm*).

Fig. 22. Tropidonotus natrix. Embryo (drei Tage nach der Eiablage). Horizontaler Längsschnitt durch Kopf und vorderen Theil des Rumpfes. 30/1. Für das Verständnis des Schnittbildes ist die Krümmung des Körpers zu berücksichtigen. Die Folge derselben ist, dass sowohl das Centralnervensystem, wie der Tractus intestinalis zwei Mal im Querschnitt getroffen ist. Die Mündungsstelle der Trachea, sowie der Zusammenhang der dritten Kiemenspalte mit der Kopfdarmhöhle fällt in die weiter dorsal gelegenen Schnitte. Von den vorhandenen drei Arterienbogen ist nur der erste und zweite (dritte und vierte primitive) Bogen im Schnitt, das Anfangsstück der Aorta zwischen beiden ist erst in den dorsalwärts folgenden Schnitten getroffen (es ist bereits sehr verdünnt). Der dritte Bogen (sechste primitive) wird erst in den ventral folgenden Schnitten sichtbar. Vom Vagus (*X*) sieht man den Laryngeus superior medial- und cranialwärts verlaufen.

Über die Entwicklung der Kopf- und Extremitätenmuskulatur bei Reptilien.

Von

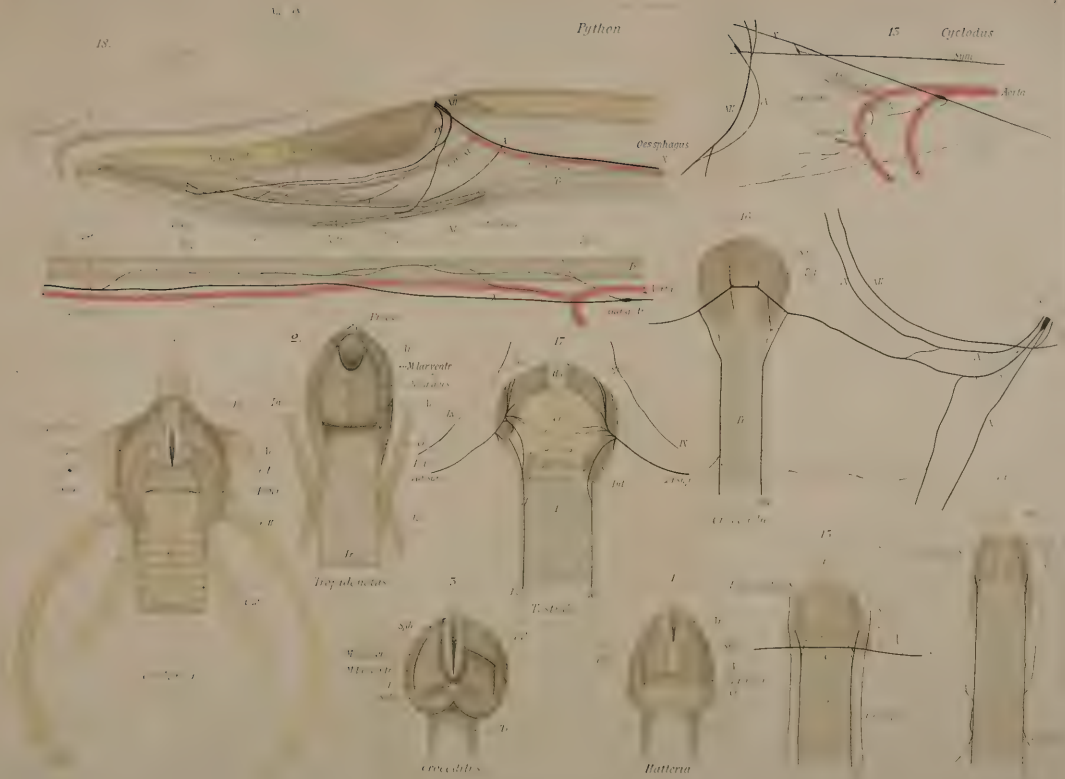
H. K. Corning
in Basel.

Mit Tafel III—VI.

Einleitung.

Im Folgenden schildere ich Vorgänge, welche sich auf die Entwicklung der Muskulatur des Kopfes und der Extremitäten von Lacerta beziehen. Ich muss zwar von vorn herein meine Untersuchungen nach zwei Seiten hin als fragmentarisch bezeichnen. Erstens ist es nicht möglich, sich in den Besitz eines eben so vollständigen embryologischen Materials von Reptilien, wie z. B. von Hühnern, zu setzen. Man wird bei der Untersuchung der Muskelentwicklung immer auf schwer zu ergänzende Lücken in der zur Verfügung stehenden Reihe von Entwicklungsstadien stoßen. Zweitens liegt es in der Natur des Materials begründet, dass die Umbildung und Verlagerung der Muskulatur nicht über einen gewissen Punkt hinaus zu verfolgen sind, indem die dichte Zusammenlagerung oder die sonstige Beschaffenheit der zelligen Elemente hier eine Grenze setzt. Diese Schwierigkeit ist schon bei Reptilien groß, noch größer wird sie bei Säugethieren, und wurde für mich bestimmend, von der Verfolgung der Kiemenbogenmuskulatur bei dieser Thierklasse, die ich ursprünglich in den Bereich meiner Untersuchung gezogen hatte, abzustehen.

Wenn ich nun die Ergebnisse meiner Arbeit, trotz ihres fragmentarischen Charakters, veröffentliche, so möchte ich zu meiner Rechtfertigung vor Allem auf das Interesse hinweisen, welches den von Balfour bei Selachiern entdeckten »Kopfhöhlen« und ihren Pro-


Python
18.
Oesophagus
15
Cyclodus
Sym.
Aorta
2.
Tropidonotus
17
3
Crocodilus
Hatteria

dukten entgegengebracht wird. Im Vergleich zur theoretischen Verwerthung dieser Gebilde bei der Beurtheilung der Segmenttheorie des Schädels ist die Summe des Thatsachenmaterials entschieden zurückgeblieben, während bei der principiellen Wichtigkeit der Vorgänge jede Bereicherung unserer Kenntnisse von Werth sein muss. Ist doch noch keine Übereinstimmung darüber erzielt worden, ob man die »Segmente«, »Kopfhöhlen« oder wie man sonst bestimmt abgegrenzte Mesodermmassen im Kopfe nennen will, mit den Urwirbeln zu vergleichen habe! In den früheren Abhandlungen wird diese Ansicht vertreten, allerdings mit der einschränkenden Annahme, es hätten an den Kopfsegmenten Veränderungen Platz gegriffen, welche den Charakter von Urwirbeln bis zu einem gewissen Grade verwischen. Unter den Neueren spricht noch C. K. Hoffmann (96 und 97) geradezu von »Urwirbeln des Kopfes«. Im Laufe der Zeit gelangte man zu der Einsicht, dass die vor dem Gehörbläschen liegenden, in die Bildung des Kopfes eingehenden Mesodermabschnitte von den hinter dem Gehörbläschen liegenden, zur Bildung der Occipitalregion beitragenden, streng zu scheiden seien. Die letzteren sind echte Urwirbel, die in typischer Weise ein Myotom und ein Sklerotom ausbilden und sich bloß sekundär an der Bildung des Kopfes und der Kiemenmuskulatur betheiligen. Sie sind aufzufassen als eine bei den verschiedenen Thierklassen wechselnde Zahl von echten Rumpfsegmenten, deren Sklerotome die Occipitalgegend des Schädels bilden oder zum mindesten mit derselben verschmelzen, während sich ihre Myotome durch das Auswachsen von ventralen Fortsätzen in die Kiemenbogenregion auch als Gebilde darstellen, die aus dem Rumpfe in das Gebiet des Kopfes übertreten. Diese Erkenntnis ist durch die Arbeiten von Froriep (82), van Bemmelen (89), Harrison (94 und 95), Mollier (94, 95, 97), Corning (95), Neal (97), sowie durch die auf vergleichend-anatomischer Basis stehenden Arbeiten von Sagemehl (91) und M. Fürbringer (97) gewonnen worden. Wie groß die Zahl dieser Segmente ist hat man erst bei einzelnen Thierklassen festgestellt, so finden wir bei Reptilien und Säugethieren vier. Man wird sich bei ihrer Bestimmung gewiss mit Recht eher der vergleichend-anatomischen als der ontogenetischen Methode bedienen, denn hier giebt hauptsächlich das Verhalten des Hypoglossus in Bezug auf seine Zusammensetzung aus mehreren Wurzeln und auf den Austritt derselben durch die Occipitalregion die Grundlage ab für die Beantwortung der Frage nach der Zahl der Sklerotome, welche sich dem Cranium angliedern.

Die Abhandlung von VAN WIJHE über die Mesodermsegmente im Kopfe der Selachier aus dem Jahre 1882 bezeichnet einen Wendepunkt in der Auffassung der Kopfsegmente. Dass im Wesentlichen Muskulatur aus denselben entstehe hatte schon BALFOUR (78) erkannt, aber VAN WIJHE ging weiter, indem er nach dem Verhältnis der Nerven zu diesen Muskeln forschte. Er war noch nicht zu der Einsicht gelangt, dass die caudal auf das Gehörbläschen folgenden »Segmente« (Myotome) ursprünglich dem Kopf fremde Gebilde darstellen, obgleich er das Auswachsen derselben ventral und rostralwärts auf Fig. 23 seiner Taf. III ganz richtig darstellt, eine Beobachtung, die erst von VAN BEMMELEN im Jahre 1889 hervorgehoben und ins richtige Licht gesetzt wurde. VAN WIJHE stellt diese Myotome mit dem ersten, zweiten und dritten »Kopfsegment« zusammen als Somiten, im Gegensatz zu den »Visceralbogenhöhlen«, welche von Kopfnerven (ausgenommen ist dabei der Hypoglossus) innervirt werden. Zu den Produkten der Somite sollen ventrale Hirnnerven gehen (Oculomotorius, Trochlearis, Abducens und Hypoglossus), zu den Produkten der Visceralbogenhöhlen dagegen dorsale, gemischte Hirnnerven (Trigeminus, Facialis, Glossopharyngeus, Vagus). Mit anderen Worten, die Augenmuskulatur und die von dem Hypoglossus innervirte ventrale Längsmuskulatur im Bereich des Kiemenapparates sollen Gebilden entstammen, die mit den am Rumpfe auftretenden Segmenten des dorsalen Mesoderms direkt vergleichbar seien, während die Muskulatur der Visceralbögen ihre Entstehung nehme aus dem ventralen, im Bereich des Rumpfes einheitlichen, im Bereich des Kopfes durch das Auftreten von Kiemenspalten eine Trennung in einzelne Abschnitte erfahrenden ventralen Mesodermplatten. Es liegt darin ein Gegensatz, der durch die Bezeichnung somatische und splanchnische Muskulatur zur Geltung kam.

Die VAN WIJHE'sche Arbeit bedeutet in so fern einen großen Fortschritt, als ihr Verfasser sich nicht mehr von der durch die Wirbeltheorie des Schädels hervorgerufenen Vorstellung beeinflussen ließ, dass eine Segmentirung am Kopfmesoderm nothwendiger Weise dieselben Gebilde als Einzelsegmente erfordere, die sich am Rumpfe als Urwirbel entwickeln. Zwar lässt VAN WIJHE einzelne Mesodermabschnitte, aus denen die Augenmuskeln hervorgehen, als Somiten oder Theile von Somiten gelten. Es hat RABL (92a, pag. 134) auf die Schwierigkeiten hingewiesen, welche sich dieser Ansicht entgegenstellen. »Wie viele Urwirbel bei Selachiern in die Bildung des Kopfes einbezogen werden, wissen wir auch heute noch nicht.

Dass überhaupt eine solche Einbeziehung stattfindet, halte ich für wahrscheinlich, doch dürfte die Zahl dieser Urwirbel kaum mehr als drei, vielleicht nur zwei betragen. Die Fragmente, in welche das Mesoderm des Vorderkopfes zerfällt, haben meiner Ansicht nach mit wahren Urwirbeln nichts zu thun.« Es besteht also zwischen der Gliederung des Rumpfmesoderms und den Mesodermabschnitten im Vorderkopf eine Kluft, die wir vor der Hand nicht überbrücken können — denn der Übergang von dem vordersten in die Bildung des Craniums eingehenden Urwirbel zu dem letzten Mesodermabschnitt des Vorderkopfes ist ein ganz unvermittelter — und es ist meines Wissens noch keine einzige Thatsache bekannt geworden, welche geeignet wäre, diesen Gegensatz zu mildern.

Wie wenig man zu einer übereinstimmenden Ansicht über den Werth dieser Gebilde gelangt war, zeigt die Verschiedenartigkeit der Bezeichnungen, welche wir in der Litteratur finden, so Kopfsomit, Kopfurwirbel, Kopfhöhle, Kiemenbogencölom, Kopfmyotom, Kopfsegment, Mesodermabschnitte des Kopfes. Die letzte Bezeichnung scheint mir, trotz ihrer Umständlichkeit, noch immer die beste, denn sie sagt über die Natur der fraglichen Gebilde bloß das aus, was man an jedem Präparat konstatiren kann, nämlich ihre Zusammensetzung aus Mesodermzellen und ihre mehr oder weniger scharfe Abgrenzung. Ich verstehe unter Mesodermabschnitten des Kopfes bloß diejenigen des Vorderkopfes und bezeichne die Urwirbel, welche zum Aufbau der Occipitalregion des Craniums beitragen, als Occipitalurwirbel. Die ersteren werden von C. K. Hoffmann (96, pag. 244) als palingenetische (primäre), die letzteren als cänogenetische (sekundäre) Kopfsomiten unterschieden. Beide haben mit einander bloß die Eigenschaft gemein, dass sie zum Aufbau des Kopfes beitragen, eine Thatsache, die ich auch durch die verschiedene Bezeichnung klar zum Ausdruck bringen möchte. Das Problem des Kopfes steckt in den Mesodermabschnitten des Vorderkopfes, die Mesodermabschnitte des Hinterkopfes (echte Urwirbel) verdienen bloß in zweiter Linie Interesse. So entbehrt z. B. nach Hatschek (92, pag. 159) der Schädel von Ammocoetes überhaupt der Elemente, welche sich bei höheren Formen an den Occipitaltheil anschließen, resp. denselben zum größten Theile herstellen.

Zu einem ähnlichen Schlusse werden wir durch die vergleichend-anatomischen Untersuchungen geführt. Von großem Werthe ist die im Jahre 1891 erschienene Arbeit von Sagemehl über das Cranium der Cyprinoiden. Ich setze einen Hauptpassus wörtlich hierher (91,

p. 526): »Dieses Verhalten (der Umstand, dass bei Amphibien das Occipitale basilare konstant fehlt und durch eine bisweilen ziemlich beträchtliche Knorpelplatte repräsentirt wird) scheint mir darauf hinzuweisen, dass auch das Occipitale basilare ursprünglich dem Schädel der Vertebraten fremd und von Wirbelkörpern abzuleiten ist, die mit dem ersteren verschmelzen. Umgekehrt kommt denjenigen Wirbelthieren, die noch einen oder mehrere hinter dem Vagus das Cranium verlassende Nerven besitzen, auch ganz konstant ein Occipitale superius zu; in diese Kategorie gehören die Amnioten und die größte Mehrzahl der Knochenfische. Diese beiden, nach ihrem Bestande und nach ihrem morphologischen Werthe verschiedenen Typen des Wirbelthierschädels möchte ich scharf von einander trennen und den ersteren Typus als den protometameren von dem zweiten als den auximetameren Typus bezeichnen. Zwischen den beiden bei den höheren Vertebraten scharf fixirten Typen liegt in den niedrigeren Abtheilungen, bei Dipnoern und Ganoiden, eine bunte Reihe von Formen, wo Alles noch im Flusse ist und wo uns die mannigfaltigsten Verhältnisse entgegentreten.« Mit anderen Worten, von den Schädelformen, bei denen sich kein Urwirbel an dem Aufbau des Kopfes betheiligt, bis zu solchen, bei denen sich im Maximum 4—5 occipitale Urwirbel finden, lassen sich Übergänge nachweisen. Die ausführlichste und gründlichste Bearbeitung dieser Verhältnisse hat M. Fürbringer in seiner großen Monographie über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen (97) geliefert. Ich werde oft Gelegenheit haben, mich auf die Ausführungen und Schlussfolgerungen Fürbringer's zu beziehen.

Es ist nicht meine Absicht, eine Historik der verschiedenen Anschauungen über die Entstehung, Umbildung und Bedeutung der Mesodermabschnitte im Kopfe zu geben; der Leser möge zur Orientirung darüber die zusammenfassenden Aufsätze von Kupffer (92 und 95) und von Froriep (94) in Bonnet und Merkel's »Ergebnissen« nachsehen. Ferner findet er in der Arbeit von C. K. Hoffmann (96 und 97) ein bis in die neueste Zeit fortgeführtes Verzeichnis der Litteratur über diesen Gegenstand. Die einleitenden Bemerkungen werden wohl genügen, um, davon ausgehend, die Fragen zu präcisiren, welche hier noch der Lösung harren. Zunächst beziehen sich dieselben eher auf die Aus- und Umbildung der Mesodermabschnitte des Kopfes, als auf ihre erste Entstehung. Was wird aus den Mesodermabschnitten, die bei Lacerta im Vorderkopf auftreten? Liefern sie bloß Muskulatur oder Muskulatur und Stützgewebe? Wie ver-

halten sie sich zu ihren Nerven? Ist die aus ihnen entstehende Muskulatur ganz oder zum Theil als splanchnische Muskulatur aufzufassen? Sind die Mesodermabschnitte des Vorderkopfes einander gleichwerthige Gebilde oder sind nach der von VAN WIJHE (82) aufgestellten, auch von FÜRBRINGER (97) vertretenen Ansicht einzelne Abschnitte mit Somiten, d. h. mit Urwirbeläquivalenten, oder noch allgemeiner ausgedrückt, mit Abschnitten des dorsalen Mesoderms zu vergleichen? Sind die bei Selachiern in den Kiemenbogen nachweisbaren Abschnitte des Cöloms (Kiemenbogencölom der Autoren) mit den in den Kiemenbogen von Lacerta gelegenen soliden Massen von Mesodermzellen direkt zu vergleichen? Lässt sich etwa der Nachweis führen, dass die Muskeln des Kiemenapparates (abgesehen von der aus der Rumpfgegend eingewanderten ventralen Längsmuskulatur) in ähnlicher Weise aus der Splanchnopleura ihre Entstehung nehmen wie die Muskeln des Herzens und des Eingeweiderohres? Von ganz speciellem Interesse war mir die Frage nach der Entstehung der Augenmuskeln. Es hatte schon BALFOUR (78) darauf hingewiesen, dass die vom Oculomotorius versorgten Muskeln wahrscheinlich aus der ersten Kopfhöhle abzuleiten seien, eine Vermuthung, welche durch die Untersuchungen von MILNES-MARSHALL (81) und von MILNES-MARSHALL und BALDWIN SPENCER (81) bestätigt wurde. Ferner giebt Miss JULIA PLATT (91) eine klare Schilderung der Vorgänge, die zur Bildung der Mm. rectus superior, rectus internus, rectus inferior und obliquus inferior bei Selachiern führen. Trotzdem sagt FÜRBRINGER (97, pag. 670): »Die Ontogenese der Augenmuskeln und der Augenmuskelnerven hat zahlreiche Forscher beschäftigt, die Ergebnisse entsprechen aber noch nicht der bisher aufgewendeten großen Mühe. Wenige Gebiete der Morphologie weisen mehr abweichende Untersuchungsbefunde und Deutungen auf.« Wenn eine solche Ansicht nach dem sorgfältigen Studium, welches FÜRBRINGER der Litteratur des Gegenstandes gewidmet hat, sich bilden kann, so ist es gewiss nicht überflüssig, durch neue Untersuchungen auch bei einer anderen Thierklasse als den Selachiern die Umbildung der ersten Kopfhöhle zur Oculomotoriusmuskulatur, sowie die Herkunft der Abducens- und Trochlearismuskulatur sicher zu stellen.

Was das Schicksal der Occipitalurwirbel bei Lacerta anbelangt, so kann ich in den meisten Punkten die Untersuchung von MOLLIER (94, 95) bestätigen. Leider ist es, wie ich oben hervorhob, unmöglich, den Übergang der Sklerotome in die Bildung des Occipitalschädels zu verfolgen, während die Bildung der ventralen

Längsmuskulatur des Kiemenkorbes schon auf Totalpräparaten jüngerer Embryonen ziemlich deutlich zu erkennen ist. Von Wichtigkeit schien mir die Frage, ob zwischen der Zahl der zur Hypoglossusmuskulatur beitragenden Myotome und der Zahl der Kiemenbogen eine Beziehung nachzuweisen sei. Ich war bei der Abfassung meiner im Jahre 1895 erschienenen Mittheilung geneigt, eine solche anzunehmen, muss aber meine Vermuthung fallen lassen, Angesichts der von NEAL (97) für Ammocoetes festgestellten Betheiligung von nur drei ventralen Myotomfortsätzen an der Bildung der Längsmuskulatur im Bereich der Kiemenbogen. Andere Fragen betreffen den Modus der Rückbildung der Hypoglossuswurzeln, die von vorn nach hinten erfolgt, ferner die Reihenfolge der zur ventralen Längsmuskulatur der Kiemenbogen sich zusammenlegenden ventralen Myotomfortsätze, indem es sich nach NEAL's Untersuchungen an Petromyzon und Acanthias, sowie nach meinen und HARRISON's Untersuchungen an Teleostiern und Reptilien herausstellt, dass mindestens das erste Myotom (bei Acanthias nach NEAL [97] die zwei ersten Myotome) später abortirt.

Ich schildere im ersten Abschnitt der Arbeit die Entwicklung und Umbildung der aus den occipitalen Urwirbeln hervorgehenden Muskulatur, im zweiten Abschnitt die Entstehung und Umbildung der Mesodermmassen im Vorderkopf, wobei die Ontogenese der Augenmuskulatur und der von echten Kopfnerven versorgten Muskulatur der Kiemenbogen besondere Berücksichtigung findet. Daran schließe ich einige Bemerkungen, welche sich auf die Entwicklung der Darmmuskulatur bei Reptilien, sowie auf die erste Anlage der Oculomotoriusmuskulatur bei Säugethieren beziehen.

A. Die ventralen Fortsätze des 1.—13. Myotoms.

Die occipitalen Urwirbel, oder richtiger die Myotome von occipitalen Urwirbeln sind zuerst von VAN BEMMELEN im Jahre 1889 bei Reptilien aufgefunden worden. Er fand von den fünf vordersten Myotomen ventralwärts auswachsende Fortsätze, welche kolbenförmig gestaltet mit ihren distalen Enden konvergiren in der Weise, dass die von den zwei vordersten Myotomen ausgehenden Fortsätze ventral und etwas caudalwärts, der Fortsatz des dritten Myotoms rein

VAN BEMMELEN, 1889.

ventral und diejenigen des vierten und fünften Myotoms ventral und cranialwärts verlaufen. Die fünf Fortsätze schließen sich zu einer dichten Zellmasse zusammen, in welcher die einzelnen aus den verschiedenen Myotomen stammenden Komponenten nicht mehr von einander zu unterscheiden sind. Diese Zellmasse wächst oralwärts aus, gegen den Mandibularbogen hin, den sie in späteren Stadien erreicht. Sekundär geht von derselben eine Wucherung caudalwärts ab, welche mit dem Brustgürtel eine Verbindung eingeht. Der oralwärts ziehende Strang verläuft bogenförmig um den Kiemenkorb, und erreicht den Mandibularbogen erst in der Medianlinie. Mit den ventralen Fortsätzen der Myotome verlaufen ventrale Äste von Spinalnerven, die sich, genau wie die Fortsätze, zu einem der oralwärts auswachsenden Zellmasse medianwärts anliegenden Nervenstamm vereinigen. Die dorsalen Nervenwurzeln, welche den drei ersten Myotomen entsprechen, sind, mitsammt ihren Spinalganglien gänzlich rückgebildet, das Spinalganglion am vierten Myotom ist rudimentär, das Spinalganglion am fünften Myotom in normaler Größe vorhanden. — Was nun die caudalwärts auf das fünfte folgenden Myotome betrifft, so giebt VAN BEMMELEN an, dass ihre ventralen Fortsätze in der gleichen Weise ausgezogen seien, wie die ventralen Fortsätze der ersten fünf Myotome, mit dem Unterschied indessen, dass sie nicht oralwärts verlaufen, sondern gegen eine Verdickung der Somatopleura hin, die sich als Anlage des Stützgewebes der Extremität kund giebt. Diese Anlage beginnt auf der Höhe des achten Urwirbels und erstreckt sich caudalwärts bis ungefähr zur Höhe des 15. Urwirbels, folglich sind die ventralen Fortsätze des fünften, sechsten, siebenten Myotoms ventral und caudalwärts gerichtet, diejenigen der übrigen entweder rein ventral, oder, was etwa für die vom 8.—13. Myotome abgehenden gelten würde, ventral und cranialwärts. Die vom 6. inclusive 13. Myotome abgehenden ventralen Fortsätze sollen nach VAN BEMMELEN die Muskulatur der Extremität liefern, doch kann er darüber keine genaueren Angaben machen, »weil die Knospen sehr bald nach ihrer Bildung nicht mehr von ihrer Umgebung zu unterscheiden sind«. Es lässt auch VAN BEMMELEN die Frage unentschieden, ob alle, oder nur die hintersten Muskelknospen sich an der Bildung der Extremitätenmuskulatur betheiligen, ebenso auch die Frage, ob, wie bei Selachiern eine Theilung der Knospen zunächst in eine Beuge- und Streckknospe stattfindet. Übrigens gelang es VAN BEMMELEN dieselben Auswüchse wie an dem 6.—13. Myotom auch an dem 27. oder 28., 31. oder 32. Myotom nachzu-

weisen und dieselben zur Entwicklung der Muskulatur der hinteren Extremität in Beziehung zu bringen. Über die Nerven, welche mit den vom 6.—13. Myotom abgehenden ventralen Fortsätzen verlaufen, macht VAN BEMMELEN die Angabe (pag. 245), dass die drei ersten (zu den ventralen Fortsätzen des sechsten bis achten Myotoms gehenden) Nervenstämme schwächer seien als die folgenden, und sich in späteren Stadien nicht in die Extremitätenanlage hinein verfolgen ließen; also wahrscheinlich Äste darstellen, die sich zur Muskulatur und zur Haut der Halsgegend begeben. Es sei daher wahrscheinlich, dass sich bloß die fünf Fortsätze, welche von den Myotomen 9 bis inclusive 13 ausgehen, zu Extremitätenmuskulatur ausbilden.

MOLLIER, 94 und 95.

In zwei Arbeiten hat MOLLIER (94 und 95) die Angaben von VAN BEMMELEN nachgeprüft und ergänzt. Er richtete zunächst, im Anschluss an seine Arbeit über die Entwicklung der paarigen Flossen bei Selachiern, sein Augenmerk auf die Entwicklung der Extremitätenmuskulatur bei Lacerta, hat aber daneben in der ausführlichen Arbeit aus dem Jahre 1895 auch die Entwicklung und Umbildung der aus den fünf ersten Myotomen herstammenden Hypoglossusmuskulatur berücksichtigt. Die Angaben von MOLLIER gehen in zwei Punkten über diejenigen von VAN BEMMELEN hinaus. MOLLIER giebt an, dass bloß die von Myotom 9—13 auswachsenden ventralen Fortsätze in die Extremitätenplatte gelangen — hier lösen sie sich auf, indem sie eine einheitliche Zellmasse bilden, welche sich sekundär in eine ventrale und dorsale Hälfte theilt; zwischen den beiden Hälften verläuft die axial gelegene Arterie der Extremität. Die für die Veranschaulichung dieser Vorgänge wichtigste Figur findet man auf MOLLIER's Tafel XXXIII—XXXIV, No. 20 (von einem Embryo von Lacerta viridis mit 45 Urwirbeln). Hier geht der ventrale Fortsatz des elften Myotoms auf der Höhe der sich deutlich vom Rumpfe abhebenden Extremitätenanlage in eine keulenförmige Anschwellung über, welche lateralwärts eine Einkerbung zeigt, in deren Mitte der Quer- oder Schrägschnitt der Arteria brachialis zu erkennen ist. Die Fortsätze des sechsten bis achten Myotoms zeichnen sich gegenüber denjenigen des 9.—13. Myotoms durch ihre geringere Stärke aus, und betheiligen sich nicht an der Bildung der Extremitätenmuskulatur, doch sei es möglich, dass in einzelnen Fällen der Fortsatz des achten Myotoms die Extremitätenplatte noch erreiche und mit

den caudalwärts gelegenen Fortsätzen in der oben geschilderten Weise verschmelze.

In Bezug auf die ventralen Fortsätze des ersten bis fünften Myotoms bestätigt Mollier zunächst die Angaben van Bemmelen's über ihre Verschmelzung zu einer gemeinsamen, gegen den Mandibularbogen hin auswachsenden Zellmasse, und giebt Aufschlüsse über die Umwandlung der so entstandenen Muskelanlage (95, pag. 67—68). Bei einem Lacerta-Embryo von 60 Urwirbeln soll dieser Zungenmuskelstrang an der Grenze zwischen zweitem und drittem Kiemenbogen die Medianlinie erreichen, von hier aus geht er nach vorn und oben durch den Bereich des zweiten Kiemenbogens in den ersten, um hier mit einer kolbigen Anschwellung zu enden. Später strahlt die Anlage mit ihrem vorderen Ende fächerförmig aus und zwar nach vorn und abwärts gegen den Unterkiefer. Ein anderes Bündel sondert sich von der Muskelanlage an seiner Eintrittsstelle in den Pharynxboden ab und zieht nach oben und vorn zum Pharynxepithel. Zwischen beiden liegt der N. hypoglossus. Später gewinnt die Muskulatur eine Verbindung mit dem Zungenbein und lässt dann zwei Abschnitte unterscheiden, der eine verbindet die Cervicalgegend mit dem Zungenbein, während der andere von dem Zungenbein entspringt. Mollier verfolgt die Umwandlung des Zungenmuskelstranges in die Mm. genio-glossus, hyo-glossus und cervico-glossus und steht endgültig fest, was Froriep vor Langem (82) aus dem Verhalten des Nerven geschlossen hatte, nämlich, dass die Zungenmuskulatur der Sauropsiden und der Säugethiere aus den ersten Myotomen entstehe und rostralwärts auswachsen müsse, um in ihr eigentliches Gebiet zu gelangen.

Corning, 95.

In einer kleinen Abhandlung, die im Jahre 1895 erschien, konnte ich die wichtigsten Angaben von van Bemmelen (89) und von Mollier (94) bestätigen, musste aber daneben Bedenken gegen einige der Mollier'schen Befunde äußern. Ich konnte die Angabe von Mollier, nach welcher die ventralen Fortsätze des 9.—13. Myotoms in die Extremitätenplatte eindringen, nicht bestätigen und stellte mich in Folge dessen auf den von Paterson (91) und Fischel vertretenen Standpunkt, dass sich bei Amnioten überhaupt keine Muskelknospen oder ventralen Myotomfortsätve in toto dem Gewebe der Pectoralplatte beigesellen, sondern dass einzelne Zellen aus den zur Bildung der Bauchmuskulatur ventralwärts auswachsenden Myotomen sich loslösen, um, in das »Mesenchym« der

Pectoralplatte einwachsend, die Extremitätenmuskulatur zu liefern. Ich stützte mich außerdem bei dieser Annahme auf die Befunde von Harrison (95) an Teleostiern, nach denen ventrale Fortsätze von Myotomen unter der Extremitätenplatte vorwachsen, ohne dass eine Abgabe von Zellen zur Bildung der Extremitätenmuskulatur nachzuweisen wäre. Ich hatte in einer früheren Arbeit (94) eine andere Ansicht vermuthungsweise vorgebracht, doch konnte ich dieselbe bei erneuter Untersuchung den Harrison'schen Angaben gegenüber nicht aufrecht erhalten. Weder Harrison noch ich waren im Stande, die Herkunft der Muskulatur der vorderen Extremität bei Teleostiern festzustellen, und eben so wenig gelang es mir, bei Reptilien in Bezug auf diesen Punkt Aufschluss zu erhalten. Ich sagte damals (95, pag. 174) »was die Muskulatur der vorderen Extremität angeht, so bin ich in Bezug auf ihre Herkunft bei Teleostiern und Reptilien vollständig im Dunkeln geblieben. Der Anknüpfungspunkt an die Zustände bei Selachiern fehlt mir vollständig, doch scheinen mir nur zwei Annahmen möglich, zwischen denen ich jedoch keine Entscheidung treffen kann. Entweder entsteht die Muskulatur durch Loslösung einzelner Zellen von den Muskelknospen, welche die Bauchmuskulatur hervorgehen lassen, wie es Boyer (92) für Teleostier annimmt, oder die Muskulatur entsteht sehr spät, von den schon zu quergestreifter Muskulatur umgewandelten Bauchmuskelknospen«. Ich hätte hinzufügen können, dass ich die erstere Annahme für die wahrscheinlichere hielt, obgleich weder Harrison noch ich selbst den Austritt solcher Zellen aus den ventralwärts vorwachsenden Myotomfortsätzen nachweisen konnte.

Harrison, 95.

Was diejenigen Fortsätze anbelangt, welche bei Lacerta die ventrale Längsmuskulatur der Kiemenbogen aufbauen, so gingen meine Beobachtungen nicht über dasjenige hinaus, was Mollier in seiner Arbeit aus dem Jahre 1895 bot. Ich hatte auch bei Selachiern die fraglichen in das Gebiet des Kiemenkorbes einwachsenden Gebilde aufgefunden, und glaubte damals, in Übereinstimmung mit den Befunden bei Reptilien und Teleostiern fünf Myotome für die Bildung dieser Muskulatur (Retractores arcuum branchialium von Rathke [32]) in Anspruch nehmen zu dürfen. Dagegen hat Neal (97) in seiner Arbeit über die Entwicklung der Hypoglossusmuskulatur (bei Petromyzon und bei Squalus acanthias) nachgewiesen, dass die Verhältnisse in so fern nicht mit denen bei Reptilien und Teleostiern übereinstimmen, als allerdings bei Squalus fünf Myotome sich an der

Bildung der fraglichen Muskulatur betheiligen, allein nicht die fünf vordersten Myotome, sondern das dritte bis achte. Ich möchte die Angabe von NEAL um so eher für richtig halten, als ich unterdessen zur Einsicht gekommen bin, dass bei Teleostiern und Reptilien die ventrale Längsmuskulatur der Kiemenbogen ihren Ursprung nicht von dem ersten bis fünften, sondern von dem zweiten bis fünften Myotom nehme. Ich hatte auf meinen Zeichnungen von Teleostiern (94) ein erstes, rudimentäres Myotom abgebildet, aber im Texte unerwähnt gelassen, was HARRISON (95) hervorhebt, indem er die Existenz eines vordersten, rudimentären Myotoms besonders betont. Bei Ammocoetes sollen nach NEAL (97) die fraglichen segmentalen Muskelanlagen erst mit dem siebenten Myotom beginnen und sich bis zum elften erstrecken, es sind also die sechs vordersten Myotome daran unbetheiligt.

Flächenpräparate von Lacerta.

Ich habe auf Taf. III neun Flächenpräparate (Fig. 1—9) von Lacerta und von Anguis fragilis dargestellt, welche in der Weise gewonnen wurden, dass den in der Medianlinie halbirten Embryonen die bei der Totalansicht sehr störend wirkende Urniere mit Nadeln möglichst entfernt wurde; die Präparate wurden dann mit Alaunkochenille gefärbt und mit salzsäurehaltigem Alkohol stark ausgezogen. Natürlich sind manche der so erhaltenen Präparate mangelhaft, doch besitze ich eine Anzahl, welche die Vorgänge der Bildung und des Auswachsens der ventralen Myotomfortsätze sehr klar erkennen lassen. Ganz besonders günstige Objekte sind Embryonen, die einer kurzen Behandlung mit 0,5%iger Osmiumsäure unterworfen wurden.

Variationen der Urwirbel in frühen Stadien.

Die ersten Stadien der Urwirbelbildung bei Lacerta weisen zahlreiche individuelle Variationen auf. (Man vergleiche die Angaben von FISCHEL [96] über Vögel.) Nicht bloß ist der Schluss des Urmundes zur Zeit, wo sich der erste Urwirbel bildet, in sehr verschiedener Ausdehnung erfolgt, auch die Zahl der Urwirbel kann bei gleicher Länge der Embryonalanlage variiren, der erste (vorderste) Urwirbel kann in Bezug auf seine Entfernung von der vorderen Umschlagstelle der Medullarplatte oder von dem vorderen Rande des Urmundes Variationen aufweisen. Dieser Angabe liegt die Untersuchung von etwa 15 Embryonen von Lacerta viridis mit 1—3 Urwirbeln zu Grunde. Beachtenswerth, aber vorläufig noch unerklärlich ist eine Erscheinung bei der Abgrenzung der ersten Urwirbel, welche

darin besteht, dass die später bloß in der dorsalen Mesodermmasse nachweisbare Gliederung in einzelne Abschnitte, bei Embryonen von Lacerta viridis mit 2—5 Urwirbeln, sich auch auf die Seitenplatten fortsetzt. Freilich verlaufen hier die Grenzlinien einander nicht parallel wie bei den Urwirbeln, sondern schief lateral und cranialwärts, so dass es den Anschein gewinnt, als ob man es hier mit Fortsätzen der Urwirbel zu thun hätte. Diese Erscheinung, welche ich nur an Totalpräparaten nachweisen konnte, ist durchaus transitorischer Natur, denn sie findet sich bloß bei Embryonen mit 2—3—4 Urwirbeln, nicht mehr bei solchen mit 6—7 Urwirbeln. Der erste Urwirbel ist rudimentär (das Gleiche gilt später von dem ersten Myotom, s. oben!), er fällt gegenüber den folgenden durch seine keilförmige Gestalt auf; die Basis liegt dorsal, die Spitze ventral. Ich halte es nicht für unmöglich, dass sich dieser erste (vorderste) Urwirbel nachträglich bildet oder sich von dem nächstfolgenden abspaltet, denn ich habe nicht selten bei jungen Embryonen einen normal großen Urwirbel als ersten gefunden, während in späteren Stadien das erste rudimentäre Myotom niemals fehlt. Der zweite Urwirbel übertrifft die folgenden an Größe, übrigens lässt es sich sehr leicht feststellen, dass bei Reptilien die Urwirbel, vom zweiten angefangen, caudalwärts an Größe abnehmen.

Eine Beziehung der von den vordersten Urwirbeln auf die Seitenplatten weiter greifenden Segmentirung zu den später aus den ventralen Myotomkanten vorwuchernden Zellmassen ist selbstverständlich nicht vorhanden. Vielleicht ist die bei Amphioxus bestehende Segmentirung der Seitenplatten des Mesoderms zur Erklärung heranzuziehen, doch möchte ich in Bezug auf diesen Punkt keine bestimmte Meinung aussprechen.

An einem Embryo von Lacerta muralis mit neun Urwirbeln unterscheiden sich die fünf vordersten Urwirbel sehr deutlich von den folgenden. Der erste (richtiger wohl das erste Myotom) ist rudimentär. Die ventralen Kanten des 2.—3. Myotoms ziehen sich spitz aus, etwa wie ich das in der Fig. 8 Taf. III von Lacerta agilis dargestellt habe. Den folgenden drei Myotomen lateralwärts angelagert sieht man rundliche Zellmassen, die auch auf den Totalpräparaten sofort als Vornierenbläschen zu erkennen sind. Dieselben liegen nicht genau lateralwärts den Urwirbeln an, sondern sind etwas caudalwärts verschoben. Durch eine leichte Einschnürung setzt sich am 6.—8. Urwirbel die Anlage des Vornierenbläschens ab; ein Lumen ist in demselben nicht zu erkennen. Es sind also auf diesem

Stadium, wenigstens an den vordersten Urwirbeln, Sklerotom und Myotom differenzirt und mit der Ausbildung des letzteren schon ein Vorgang verknüpft, der die Bildung der ventralen Längsmuskulatur einleitet, nämlich die Zuspitzung der ventralen Myotomkante, die in der Reihe der Myotome von vorn nach hinten erfolgt. Das erste, rudimentäre Myotom ist in der Regel von vorn herein schon keilförmig; es mag sein, dass er sich ursprünglich an der Bildung der Hypoglossusmuskulatur betheiligte, jedenfalls ist dies bei Lacerta nicht mehr der Fall.

Der Leser wird durch Betrachtung der auf Taf. III abgebildeten Stadien die Form und die Entwicklung der vom 2.—13. Myotome abgehenden ventralen Fortsätze verfolgen können, beginnend mit der keilförmigen Zuspitzung der ventralen Myotomkanten (Fig. 7 bis 9), bis zur vollständigen Loslösung der auswachsenden Fortsätze von ihrem Mutterboden (Fig. 3). Ich habe eine größere Anzahl von Abbildungen gegeben, weil die fraglichen Gebilde nicht selten bei gleich alten Embryonen Verschiedenheiten in Bezug auf Form und Ausbildung zeigen. Auf Fig. 7 von Anguis fragilis sehen wir eine keilförmige Zuspitzung der sechs vordersten Myotome; beim ersten Myotom ist der Keil bloß halb so hoch wie bei den folgenden Myotomen. Dieses erste Myotom ist ganz regelmäßig bei allen darauf hin untersuchten Embryonen von Anguis fragilis wie von Lacerta vorhanden, in keinem Falle habe ich jedoch beobachtet, dass es sich etwa mit den ventralen Fortsätzen des 2.—5. Myotoms zur Bildung des Zungenmuskelstranges vereinigte. Die ventral zugespitzten Enden des 2.—5. Myotoms verlaufen in dem abgebildeten Präparat von Anguis fragilis fast rein lateral, kaum dass diejenigen des zweiten und des fünften Myotoms eine Änderung der Richtung im Sinne einer Konvergenz erkennen ließen. Man sieht auf den anderen Figuren der Taf. III mit Ausnahme der Fig. 3 und 6 das erste rudimentäre Myotom abgebildet, es nimmt dasselbe im Laufe der Entwicklung entsprechend den anderen Myotomen an Größe zu, aber in keinem Falle betheiligt es sich an der Bildung der aus den Myotomen 2—5 entstehenden Hypoglossusmuskelanlage (*hyp.m*).

Rudimentärer Charakter des ersten Myotoms.

Der rudimentäre Charakter eines oder mehrerer vorderster Myotome ist schon von verschiedenen Autoren hervorgehoben worden, so für Teleostier von Harrison (95, pag. 546), für Amphibien von Sewertzoff (95, pag. 61), für Acanthias von Neal (97). Harrison sagt vom Lachs: »Zur Zeit des ersten Erscheinens der Flossenanlage sieht man, dass

der erste oral sichtbare Urwirbel nur rudimentär ist. Er besteht aus einem einzigen bestimmten Zelllager, offenbar die Seitenwand oder die Cutisplatte, zu der median einige wenige, locker gefügte Mesenchymzellen gelagert sind.« HARRISON fügt hinzu, dass ich in meiner Arbeit vom Jahre 94 (über den Lachs) diesen ersten rudimentären Urwirbel (wohl richtiger Myotom) gesehen und auch abgebildet hätte, ohne denselben jedoch im Texte zu erwähnen. Ich bin erst durch das Vorkommen eines ähnlichen Gebildes bei Reptilien auf die Wichtigkeit und Bedeutung desselben aufmerksam geworden. SEWERTZOFF giebt für Siredon pisciformis an (pag. 61), dass der dorsale Theil des vorderen, postauditiven Myotoms bald durch Zerfall in einzelne zerstreute Zellen verkümmere, so dass in den Stadien, wo die spinalen Wurzeln sich anlegen, nur noch Reste an der Seite der Chorda zu finden sind. Eine weitere Angabe (pag. 43) deutet darauf hin, dass auch bei Acipenser ein rudimentäres vorderstes Myotom vorhanden sei: »Vom ersten Myotom erhalten sich nur wenige Muskelfasern«. Etwas Ähnliches scheint schon VAN WIJHE (82) bei Selachiern gesehen zu haben, wie ich aus der Fig. 10 seiner Taf. I schließen möchte. NEAL (97, pag. 450) erwähnt, dass bei Acanthias vor den Myotomen, die sich an der Bildung der ventralen Längsmuskulatur der Kiemenbogen betheiligen, zwei Myotome nachzuweisen sind, von denen der vorderste ganz rudimentär sei, während der zweite normale Größe besitze, dagegen eine rudimentäre ventrale Nervenwurzel aufweise. Ferner zeigt das von NEAL auf seiner Fig. 1 abgebildete Schema der Muskelentwicklung im vorderen Theil des Kopfes bei Embryonen von Petromyzon marinus vom 11.—13. Tage ein rudimentäres erstes Myotom, das sich mit einem oralwärts gerichteten Fortsatze unter das Gehörbläschen einschiebt. Was die Reptilien anbelangt, so hebt schon VAN BEMMELEN den rudimentären Charakter des ersten Myotoms hervor (89, pag. 243), lässt aber denselben durch Abgabe eines ventralen Fortsatzes zur Bildung der Hypoglossusmuskulatur beitragen. MOLLIER (95, pag. 40) bestätigt die Beobachtung VAN BEMMELEN's über die geringe Ausbildung des ersten Myotoms. NEAL sagt (97, pag. 450 Anmerkung 1), dass MOLLIER bei einem Embryo von Lacerta muralis mit 28 Somiten ein Myotom gefunden habe, das vor den fünf die Hypoglossusmuskulatur bildenden Myotomen gelegen sei. Ich konnte diese Angabe in der MOLLIER'schen Arbeit nicht auffinden und möchte annehmen, dass die Angabe von NEAL auf einem Missverständnis beruhe. — Jedenfalls ist das Vorkommen mindestens eines rudimentären Myotoms vor denjenigen,

welche die Hypoglossusmuskulatur bilden, nicht bloß bei Reptilien, sondern auch bei Teleostiern, Amphibien und Ganoiden sehr beachtenswerth.

Die weitere Ausbildung der von den Myotomen 2—4 abgegebenen ventralen Fortsätze geht zunächst nun in der Weise vor sich, dass sie mit ihren ventralen Enden konvergiren und zu einem einheitlichen Strange verschmelzen. Man sieht den Beginn dieses Vorganges auf Fig. 1 (von Lacerta viridis) dargestellt. Hier sind die ventralen Fortsätze der Myotome 2—5 noch nicht zur Vereinigung gelangt, während die folgenden, unter der Extremitätenplatte verlaufenden Fortsätze schon stark entwickelt sind. Der aus der Verschmelzung von vier Fortsätzen entstehende Strang (*hyp.m*) stellt eine einheitliche Zellmasse dar, an welche sich medianwärts der Nerv anlagert. Ich habe früher (95) eine Abbildung von Scyllium gegeben, die, aus einer Längsschnittserie kombinirt, die ventralen Fortsätze der fünf vordersten Myotome in ähnlicher Weise wie bei Reptilien als einheitliche Zellmasse darstellte. Es mag sein, dass ich mich durch die Schrägschnitte der fraglichen Gebilde habe täuschen lassen und dass Neal (97, pag. 451) Recht hat, wenn er behauptet, dass bei Selachiern die Metamerie durch die Verschmelzung einzelner Fortsätze nicht verwischt wird. Das würde im Vergleich mit dem Zustand bei Reptilien ein primitives Verhalten darstellen, wo die peripheren Enden der Fortsätze 2—5 vollständig mit einander verschmelzen. Man sieht in Fig. 1, 4 und 5 den Zungenmuskelstrang, der jedoch bei Totalpräparaten nicht an sein Ende zu verfolgen ist, da er sich in späteren Stadien medianwärts wendet, um zu seinem vorderen Ansatze am Hyoid und am Mandibularbogen zu gelangen.

Ventrale Fortsätze des 6.—13. Myotoms.

Lassen wir die Frage nach der weiteren Umbildung dieses Stranges, sowie nach seinem Verhalten zu den Nerven bei Seite und sehen wir zu, wie die von den 6—13 Myotomen abgehenden ventralen Fortsätze sich verhalten. An allen Figuren der Taf. III, mit Ausnahme der Fig. 7, 8 und 9, bemerken wir, dass sich die Verlaufsrichtung der Fortsätze mit dem sechsten plötzlich ändert, indem derselbe, anstatt wie der fünfte ventral und oralwärts zu ziehen, im Bogen ventral und caudalwärts abgeht. Die Fortsätze der Myotome 6—13 konvergiren gegen einen Punkt, der innerhalb der auf Fig. 1—6 deutlich zu erkennenden Pectoralplatte (*extr.ant*) gelegen ist; besonders klar liegt dieses Verhalten vor, so lange sich die Extremität noch nicht vom Rumpfe abgehoben hat. Nachdem dies eingetreten

ist sieht man, dass die Myotomfortsätze 6 bis inkl. 8 nicht mehr gegen die Spitze der Extremität, die caudalwärts gerichtet ist, hinziehen, sondern gegen einen Punkt, welcher in der Basis derselben gelegen ist. Auf diesem Stadium sind die von den Myotomen 9—13 abgehenden Fortsätze nicht mehr zu erkennen (Fig. 3); jedenfalls haben sie sich, wie die Fortsätze 6—8, von ihrem Mutterboden abgelöst, aber es lässt sich weder an Totalpräparaten noch an Schnittserien mit voller Sicherheit feststellen, ob sie in die Extremitätenanlage eingetreten sind oder bloß unter derselben hinziehen. An den drei auf Fig. 3 dargestellten Myotomfortsätzen kann man erkennen, wie dieselben selbständig werden; ihr kolbenförmiges ventrales Ende besteht aus dicht zusammengedrängten Zellen, die offenbar in lebhafter Vermehrung begriffen sind. An keiner anderen Stelle des auswachsenden Myotomfortsatzes lässt sich auch nur eine annähernd gleiche Dichtigkeit der zelligen Elemente nachweisen. Das periphere, kolbenförmige Ende bewahrt in dieser Beziehung immer das frühembryonale Verhalten, während auf der Zwischenstrecke bis zur Verbindung mit dem Myotom (falls eine solche noch besteht) Veränderungen Platz greifen, die zunächst zu einer lockeren Anordnung der Zellen und dann entweder zu einer Atrophie derselben oder zu einer Umwandlung in quergestreifte Muskulatur führt.

Ventrale Fortsätze von Myotom 6—8.

Was die aus den drei Myotomfortsätzen 6—8 entstehende Muskulatur angeht, so bietet ihre genauere Verfolgung große Schwierigkeiten, doch habe ich feststellen können, dass sie zur Bildung der seitlichen Halsmuskeln beitragen, ein Punkt, worin ich die Angaben von VAN BEMMELEN und von MOLLIER nur bestätigen kann.

Die Bildung der Fortsätze 9—13 geht genau in der gleichen Weise vor sich; sie nehmen caudalwärts an Länge ab und der Leser wird leicht an den Figuren der Taf. III alle Übergangsformen, von der keilförmigen Zuspitzung der ventralen Myotomkanten bis zu den langen, kolbenförmig endigenden Fortsätzen erkennen. Die letztere Erscheinung ist übrigens in manchen Fällen sehr früh nachzuweisen, so z. B. an einzelnen der auf Fig. 5 dargestellten Fortsätze.

Niemals fand ich über das 13. Myotom caudalwärts hinaus, in der Strecke zwischen der vorderen und der hinteren Extremität, ähnliche ventrale Myotomfortsätze. In dieser Strecke trägt die ventrale Myotomkante sicher bloß zur Bildung der Bauchmuskulatur bei.

Es fragt sich nun, welche Bedeutung diesen Fortsätzen zukomme? Von vorn herein ist wohl die Annahme auszuschließen, dass sie als

Muskelknospen aufzufassen seien, welche direkt an die Extremität gehen. Vielmehr trifft meiner Ansicht nach die Annahme, dass sämmtliche ventrale Myotomfortsätze zunächst die Anlage der ventralen Stammmuskulatur darstellen, das Richtige. Freilich sind diese Gebilde im Bereich des 1.—13. Myotoms bedeutend verändert, gegenüber den in der Strecke zwischen der vorderen und der hinteren Extremität folgenden Myotomen. Durch welche Umstände die lang gedehnte Form der Fortsätze bedingt wird, entzieht sich vorläufig unserer Kenntnis; dass eine gemeinsame Einwirkung die Form der 13 ersten Myotomfortsätze bestimmen muss, geht aus der Thatsache hervor, dass bloß diese, sowie die ventralen Fortsätze der auf der Höhe der hinteren Extremität liegenden Myotome die eigenthümliche, lang ausgezogene Form haben. Die Muskulatur der vorderen Extremität leitet sich, wie Mollier (95) zuerst erkannt hat und wie ich jetzt bestätigen kann, sekundär von diesen Fortsätzen ab.

Mollier beschreibt das Eindringen der Fortsätze von Myotom 9—13 in die Extremitätenanlage und eine Auflösung der kolbenförmigen Enden zu einer gemeinsamen Zellmasse, welche in das Stützgewebe der Extremität hineinwächst. Diese Verhältnisse stellt er in den Fig. 16, 17 und 20 seiner Taf. XXXIII und XXXIV dar. Auf seiner Fig. 16 sieht man das ventrale Ende eines Myotomfortsatzes im Bereich der vorderen Extremität, während auf der Fig. 17 die Zellen aus dem Fortsatz austreten und gegen die Extremitätenanlage hinströmen. Neben dieser Auflösung der kolbenförmigen Enden der Fortsätze haben wir eine Verschmelzung der austretenden Zellen der einzelnen Fortsätze zu einer größeren Zellmasse, in welcher die ursprüngliche Zusammensetzung aus Produkten einzelner getrennter Myotome nicht mehr zu erkennen ist. Es geschieht etwas Ähnliches wie an den Fortsätzen 2—5, mit dem Unterschied jedoch, dass die vereinigten Zellen der letzteren noch immer den Charakter eines großen auswachsenden Myotomfortsatzes wahren, während sie im Bereich der Extremität diesen Charakter aufgeben. Die fragliche Zellmasse verhält sich nach Mollier in ihrer Weiterentwicklung wie folgt: Sie theilt sich zunächst in eine dorsale und eine ventrale Hälfte, zwischen denen die axial gelegene Arterie verläuft. Den Beginn dieses Vorgangs hat Mollier in der Fig. 20 seiner Taf. XXXIII und XXXIV dargestellt. Die Arterie ist inmitten der mit dem ventralen Ende des elften Myotoms in Zusammenhang stehenden Zellmasse gelegen, an welcher eine Theilung in einen dorsalen und ventralen Abschnitt durch einen Einkniff am lateralen

Umfang der Zellmasse angedeutet ist. An den Fig. 23 und 24 der folgenden Taf. XXXV und XXXVI sehen wir, dass die beiden Abschnitte aus einander gerückt sind und im Zwischenraum eine Verdichtung von Gewebe auftritt, welche die erste Anlage des Extremitätenskelettes darstellt. Die zu der Extremität tretenden Nerven theilen sich in dorsal und ventral von der Skeletanlage zu den beiden primären Abschnitten der Muskulatur verlaufende Äste.

In meiner Mittheilung vom Jahre 95 hatte ich hervorheben müssen, dass ich den von MOLLIER gefundenen Modus (94, Vorläufige Mittheilung) der Muskelbildung an dem mir damals zur Verfügung stehenden Material nicht feststellen könne. Nach dem Erscheinen der ausführlichen Arbeit von MOLLIER habe ich die Untersuchung wieder aufgenommen und bin nunmehr in der Lage, MOLLIER, wenigstens in den wesentlichen Punkten seiner Darstellung, beizustimmen, besonders in der Ableitung der Extremitätenmuskulatur aus den ventralen Myotomfortsätzen. Ein Umstand, der mich schon bei der Abfassung meiner ersten Mittheilung über diesen Gegenstand stutzig machte, betrifft die Verhältnisse bei Tropidonotus natrix und Anguis fragilis. Während ich hier die von dem 2.—5. Myotom ausgehenden ventralen Fortsätze in derselben Weise wie bei Lacerta nachweisen konnte, so fehlten dieselben bei den folgenden Myotomen, oder richtiger, es waren die ventralen Kanten dieser Myotome breit ausgewachsen. Ich war schon damals geneigt, anzunehmen, dass diese Verschiedenheit gegenüber dem Verhalten bei Lacerta auf das Fehlen der Extremitätenanlagen bei Tropidonotus und Anguis fragilis zurückzuführen sei. Durch erneute Untersuchungen bin ich aber zum direkten Nachweis des Übergangs von Zellmassen aus den Myotomfortsätzen in die Extremitätenanlage bei Lacerta gelangt. Auf diese Vorgänge beziehen sich meine Fig. 10—14 Taf. IV. Fig. 10—12 stellen Verhältnisse an der vorderen, 12—14 solche an der hinteren Extremität dar.

Bildung der Muskulatur der vorderen Extremität.

Auf Fig. 10 und 11 Taf. IV sehen wir die rechte und linke vordere Extremitätenanlage auf einem Flächenschnitt. Beiderseits erstreckt sich ein ventraler Myotomfortsatz in die Basis der Extremitätenanlage hinein, und zwar zeigt sich rechts an der Spitze dieses Fortsatzes eine Auflösung der Zellen. Ich finde nicht, dass sich der ganze Myotomfortsatz in der Extremitätenanlage auflöst, vielmehr erkennt man, dass in gewissen Stadien auf Querschnitten der Myotomfortsatz zwei Spitzen aufweist, von

denen der mehr dorsal gelegene zur Extremitätenanlage in Beziehung tritt, während die andere sich ventralwärts auszieht und in die Bildung der Bauchmuskulatur eingeht. Ein solches Bild ist in der Fig. 14 wiedergegeben. Der dorsale Theil (*m.kr*) ist in diesem Falle ziemlich lang und ich muss nach dem Vergleich mit anderen Bildern annehmen, dass hier die Bildung der Extremitätenmuskulatur schon zum Theil erfolgt ist. Man gewinnt die Anschauung, dass die Bildung der Bauchmuskulatur durch weiteres Auswachsen der ventralen Myotomkanten erst dann stattfinde, wenn die Extremitätenmuskulatur sich von ihrem Mutterboden abgelöst hat oder abzulösen im Begriffe steht. Ist es nicht denkbar, dass das frühe Auftreten und das rasche Auswachsen der die Extremitätenmuskulatur liefernden Fortsätze hiermit in Zusammenhang stehen?

Gehen Muskelknospen an die Anlage der vorderen Extremität?

Kann man nun bei Lacerta von Muskelknospen sprechen, die zur Extremität gelangen? Für das auf den Fig. 13 und 14 abgebildete Verhalten (hintere Extremität) dürfte das wohl erlaubt sein, aber an der vorderen Extremität scheint die Sache in so fern anders zu liegen, als hier der Auswuchs, dem man den Namen Muskelknospe beilegen könnte, sehr kurz ist. Allerdings ist darin bloß ein gradueller, kein principieller Unterschied gegeben. Man hat eben als das Wesentliche des Processes festzuhalten, dass von dem bis in die Höhe der Extremitätenanlage vorgewachsenen Myotomfortsatze Zellen an die Extremitätenanlage abgegeben werden; ob nun als Muskelknospe, die ein Stück mit in die Anlage hineinwächst, oder indem sie sich von einem umschriebenen Theile des Myotomfortsatzes ablösen, ist für die Beurtheilung des Vorganges wohl ziemlich gleichgültig. In dem einen Falle (der Bildung einer Muskelknospe) bewahren die zur Extremität tretenden Muskelbildungszellen noch eine Zeit lang den embryonalen Typus, indem sie im Verband einer »Knospe« zusammenhalten; im anderen Falle löst sich eben dieser Verband etwas früher. Immer bleibt aber ein Theil des ventralen Myotomfortsatzes im epithelialen Verbande bestehen, um ventralwärts vorwachsend die Bauchmuskulatur zu erzeugen. Wesshalb nun gerade bei der vorderen Extremität die deutliche Ausbildung von Muskelknospen unterbleibt, während sie an der hinteren Extremität auftritt, vermag ich nicht zu sagen, kommt doch ein derartiges Verhalten nach Harrison (95, pag. 543) auch bei Teleostiern vor. Hier finden sich sechs von dem 23.—28. Myotom

abstammende Muskelknospen, welche in die Anlage der Bauchflosse eintreten. »Vor und hinter diesen werden rudimentäre Knospen gebildet, gerade so, wie bei den unpaaren Flossen, aber auch hier werden sie nie unabhängige Zellmassen, die in den präanalen Mittelsaum wandern, sondern sie scheinen, wie die rudimentären Knospen in den unpaaren Flossen, nach und nach zu verschwinden, indem sie im Wachsthum von den übrigen Theilen der Myotomkanten überflügelt werden. Eine Theilung der einzelnen Knospen in zwei Zellmassen, von denen eine auf jeder Seite der Flosse zu liegen kommt, wie bei den Selachiern, ist weder in diesem, noch in späteren Stadien nachzuweisen.« Sehr wichtig ist, im Hinblick auf Mollier's Angaben über Lacerta, die Bemerkung Harrison's (95, pag. 541 in der Zusammenfassung der Resultate), dass sich alle vier Muskeln der Bauchflosse aus einer einheitlichen Zellmasse entwickeln. »Die Metamerie, wie sie die Muskelknospen aufweisen, ist somit verwischt und die Gliederung des Knorpelskelets, sowie die Metamerie, wie sie die Flossenstrahlen zeigen, ist als sekundär erworben zu betrachten und ganz ohne genetische Beziehung zum Körper entstanden.«

Bei Teleostiern leitet Harrison die Muskulatur der Bauchflosse von den Myotomen ab, während er die Muskulatur der Brustflosse aus dem »Mesenchym« entstehen lässt. Ich hatte in meiner Arbeit aus dem Jahre 1894 die Muskulatur der Brustflosse bei Teleostiern aus Myotomfortsätzen abgeleitet, musste aber bei erneuter Untersuchung Harrison in so fern Recht geben, als ich Auflösung dieser »Muskelknospen« in dem Gewebe der Pectoralplatte nicht nachzuweisen vermochte. Dagegen konnte ich mich nicht auf den Standpunkt von Harrison stellen, in Bezug auf die Annahme einer Entstehung von Extremitätenmuskulatur aus dem »Mesenchym«. Ich trete ungern einer Behauptung Harrison's entgegen, weil seine Arbeit den Eindruck größter Genauigkeit und Gewissenhaftigkeit macht, doch möchte ich auf die bei Lacerta bestehenden Verhältnisse im Sinne der Annahme einer gemeinsamen Herkunft der Extremitätenmuskulatur bei allen Wirbelthieren Gewicht legen. Hier haben wir deutliche Muskelknospen, welche in die »mesenchymatische« Anlage der hinteren Extremität hineinwachsen, während die Muskulatur der vorderen Extremität aus einem Bezirk des ventral vorwachsenden Myotomfortsatzes entsteht, welche nur eine geringere Vorbuchtung darstellt. Denken wir uns nun, dass die Loslösung von solchen Zellen nur während einer ganz kurzen Zeit stattfinde, und dass der

Vorsprung an dem lateralen Umfang des Myotomfortsatzes nur gering sei, so haben wir das Verschwinden der Muskelknospen im engeren Sinne und bloß noch einen Austritt von Zellen aus dem Myotom gegen die Extremitätenanlage hin, wie er von KOLLMANN für Säugethiere (91) und von FISCHEL (95) für Vögel angegeben wurde. Ich muss gestehen, dass ich eher dazu neige, einen derartigen Entwicklungsmodus vorläufig auch bei Teleostiern anzunehmen, als mit HARRISON zu erklären, dass die Muskulatur der Bauchflosse aus den Myotomen, diejenige der Brustflosse dagegen aus dem »Mesenchym« stamme.

Ich habe ferner die Angabe von MOLLIER bestätigen können, nach welcher die ursprünglich einheitliche Anlage der Muskulatur sich in eine ventrale und eine dorsale Masse theile, zwischen welchen die Hauptarterie und das Skelet der Extremität ihre Entstehung nehmen. Man sieht auf Fig. 12 die dorsale (*m.d*) und die ventrale (*m.v*) Masse, dazwischen eine Anhäufung von dicht zusammengedrängten Zellen (*s.k*), in deren Mitte der Quer- oder Schiefschnitt eines Gefäßes (*a.br*) auffällt. Auch der Nerv, mit einem dorsalen und ventralen Aste ist sichtbar (*n.d*, *n.v*), sowie eine ganz schmale Verbindungsbrücke zwischen der dorsalen Muskelanlage (*m.d*) und dem Myotom (*my*). Die Muskelanlagen zeichnen sich in diesem Stadium durch die dichte Zusammenlagerung ihrer Zellen aus, eine Eigenthümlichkeit, die sie übrigens mit dem subepithelialen Gewebe an verschiedenen Stellen theilen. An den Fig. 10 und 11 ist dies deutlich zu sehen (*x*), in einem Stadium, wo von der Anlage der Extremitätenmuskulatur in größeren Massen noch nicht die Rede sein kann. Man findet eine ähnliche Erscheinung bei Reptilien-Embryonen im Bereich der Mundhöhle, wo die unmittelbar an das Epithel angrenzende Bindegewebsschicht aus dicht zusammengedrängten Zellen besteht, die sich sehr deutlich von dem übrigen Stützgewebe abheben. Diese Cutisschicht differenzirt sich eben sehr frühzeitig und es ist auch nicht ganz leicht zu entscheiden, wo die Grenze zwischen dem äußeren Umfang der ventralen und dorsalen Muskelanlage einerseits und der Cutis andererseits zu ziehen ist.

Bildung einer Streck- u. Beugemuskulatur der vorderen Extremität.

Es ist mir nicht gelungen, die Verschmelzung der in die vordere Extremität eindringenden Myotomfortsätze zu konstatiren. Ich will gern annehmen, dass dieselbe besteht, dass mir aber gerade die Stadien entgangen sind, auf denen man sie am deutlichsten wahr-

nimmt. Eine solche Verschmelzung hat nichts Auffälliges, wenn man das Verhalten der ventralen Fortsätze des zweiten bis fünften Myotoms berücksichtigt. Dagegen kann ich jetzt in Übereinstimmung mit Mollier meine Überzeugung aussprechen, dass die Muskulatur, sowohl der vorderen als auch der hinteren Extremität, aus den Myotomen 9—13 entsteht, richtiger aus mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Muskelknospen, welche von diesen Myotomen aus in die Extremitätenanlage hineinwachsen. Ich möchte die ventralen Myotomfortsätze noch immer als homolog den breit nach abwärts zur Bildung der Bauchmuskulatur vorwachsenden ventralen Myotomkanten erachten, ohne mich jedoch gegen eine Erklärung ihres Verlaufs und ihrer eigenthümlichen Form, durch ihre Beziehungen zu der Extremität und durch die in Folge solcher Beziehungen nachzuweisende Koncentration auszusprechen.

Vergleich mit den Angaben von Fischel über Vögel und Säugethiere.

Über die Bildung der Muskulatur in den vorderen Extremitäten von Vögeln und Säugethieren ist eine sorgfältige Arbeit von Fischel erschienen (95). Er findet, dass sich sehr frühzeitig bei Vögeln (Enten-Embryonen mit 21 Urwirbeln) Zellen von den ventralen Kanten der proximal von der vorderen Extremität gelegenen Myotome loslösen, und zwar längs der ganzen Myotomkante. Diese Zellen gelangen in das embryonale Bindegewebe (Mesenchym der Autoren), von welchem sie später nicht mehr zu unterscheiden sind. »Ob nun die aus den Myotomen austretenden Zellen diese Muskeln (die Rumpfmuskulatur) selbständig bilden, oder ob sie, den aus der Somatopleura entstammenden Zellen der Wolff'schen Leiste vollkommen gleich werdend, in Gemeinschaft mit den letzteren sich an der Muskelbildung betheiligen, kann man nicht unterscheiden. Wir können, gestützt auf die Befunde bei niederen Wirbelthieren, das Erstere vermuthen, beweisen aber können wir es nicht.« Ähnliches sehen wir auch an den Myotomen im Bereich der Extremitätenanlage. Hier findet eine besonders lebhafte Wucherung der ventralen Myotomkanten oder Fortsätze derselben statt. »Nirgends dagegen lässt sich nachweisen, dass bei der Ente die äußere Myotomlamelle zu einer Muskelknospe in die Extremität und über diese hinaus in die Bauchwand auswächst, wie dies Kollmann für den Menschen behauptet und Kaestner als allgemein für Amnioten zutreffend bezeichnet.« Fischel stellt also das Vorkommen von Muskelknospen in Abrede und führt die Bildung der Extremitätenmuskulatur zurück

auf den Einzelaustritt von Zellen aus der lateralen Lamelle des Myotoms. Ich kann aus den FISCHEL'schen Angaben keinen Grund entnehmen, um einen principiellen Unterschied zwischen den Verhältnissen bei Vögeln und Säugethieren einerseits und bei Reptilien andererseits aufzustellen. In dem einen, wie in dem anderen Falle geht die Bildung der Muskulatur von dem Myotom in einer bestimmten Höhe aus, nur scheiden die hier in Betracht kommenden Zellen bei Vögeln und Säugethieren früher aus dem Epithelverband des ventral auswachsenden Myotoms aus, als es bei Reptilien der Fall ist. Welche Verhältnisse auf den Vorgang einwirken, können wir nicht bestimmen, doch ist ein wesentlicher Unterschied nicht vorhanden, denn was ist eigentlich das Wesentliche an dem Begriff einer Muskelknospe? Doch wohl der einer Masse von Zellen, welche dadurch auswächst, dass an ihrer Spitze stets embryonale, lebhaft proliferirende Zellen vorhanden sind, während sich die auf der durchwachsenen Strecke liegen gebliebenen Zellen zu quergestreiften Muskelfasern umwandeln. Sehr schön sieht man dies an den Selachierflossen, wo noch in später Entwicklungsperiode die einzelnen Muskeln peripherwärts mit einer Kappe von embryonalen Muskelbildungszellen versehen sind, welche sich beim Auswachsen in quergestreifte Muskulatur verwandeln. Dass jedoch dieser Modus des Auswachsens einer Muskelanlage nicht der einzige ist, erkennt man auch an den Vorgängen, die zur Umbildung der aus dem Zungenmuskelstrang entstehenden Muskulatur führen. Es sondert sich dabei die ursprünglich einheitliche Anlage in zwei große Muskelmassen, die nach vorn hin auswachsen, ohne dass an der auswachsenden Spitze etwa Zellen mit embryonalem Typus nachzuweisen wären. Hier geht gewiss das Wachsthum von Zellen aus, die aus dem ursprünglichen epithelialen Verbande ausgeschieden sind. Ganz in derselben Weise fasse ich das Wachsthum der Extremitätenmuskulatur nach dem Austritt einzelner Zellen aus den Myotomen auf.

Bildung der Hypoglossusmuskulatur.

Was die Bildung der sogenannten Hypoglossusmuskulatur anbelangt, so habe ich oben erwähnt, dass sie sich aus den ventralen Fortsätzen der zweiten bis fünften Myotome bildet, indem das erste Myotom, im Vergleich mit den folgenden, einen rudimentären Charakter besitzt. Es ist von vorn herein eine Reduktion in der Zahl der zur ventralen Längsmuskulatur der Kiemenbogen zusammen-

tretenden Myotomfortsätze vorhanden, und zwar geht diese Reduktion, wie schon Kupffer (95, pag. 610) ganz richtig bemerkt, von vorn nach hinten vor sich. Besonders werthvoll sind die auf diese Frage bezüglichen Bemerkungen von M. Fürbringer (97, pag. 543). Er sagt: »Die fortschreitende Rückbildung der occipitalen und des ersten spinalen, resp. occipito-spinalen Nerven — und zwar handelt es sich hierbei, da die Reduktion der dorsalen Wurzel vorauseilend schon vorher stattgefunden hat, um die ventralen Wurzeln, — fällt zusammen mit derjenigen ihrer Endorgane, d. h. der epibranchialen, spinalen Muskeln, des vorderen, rostralen Abschnittes der hypobranchialen spinalen Muskulatur und der ersten Myomeren des Seitenrumpfmuskels; deren Rückbildung bildet natürlich das causale Moment für die Verkümmerung der motorischen Nervenfasern.« Das ist gewiss richtig, und in diesem Zusammenhang möchte ich bemerken, dass sich die von vorn nach hinten weitergreifende Rückbildung der Hypoglossusursprünge bei Säugethieren und Sauropsiden wohl leicht erklären lässt. Die fragliche Muskulatur wurde von Rathke (32, pag. 84) bei Selachiern beschrieben und mit der »Verkürzung und Verengerung des Respirationsapparates« in Zusammenhang gebracht. Nun ist es wohl evident, dass in Fällen, wo die Anlagen dieser Muskeln bei ihrem Auswachsen nach vorn hin ihren metameren Charakter bewahrt haben, wie bei Selachiern (Neal, 97), diejenigen Muskelanlagen, welche von weiter rostralwärts gelegenen Myotomen stammen, an die hinteren Kiemenbogen inseriren müssen, während die von mehr caudal gelegenen Myotomen kommenden Anlagen sich an oralwärts gelegene Bogen, so zunächst an den Kiefer- und Hyoidbogen begeben. Wäre dies nicht der Fall, so müssten von vorderen Myotomen kommende Anlagen über eine ganze Anzahl von Kiemenbogen verlaufen, um die vordersten zu erreichen, was thatsächlich nicht zutrifft. Da nun die Reduktion des Kiemenkorbes von hinten nach vorn vor sich geht, so muss die Retraktorenmuskulatur in umgekehrter Richtung schwinden, und daran schließt sich selbstverständlich auch eine von vorn nach hinten gehende Reduktion in der Zahl der Hypoglossuswurzeln. Die Erklärung des ganzen Vorganges ist in der Reduktion hinterer Kiemenbogen zu suchen. Ich behaupte durchaus nicht, dass die Zahl der zur Bildung der hypobranchialen Muskulatur betragenden Myotome der Zahl der Kiemenbogen entspreche — schon die Verhältnisse bei Reptilien sprechen dagegen — noch mehr die Befunde Neal's an

Reduktion der Hypoglossusmuskulatur.

Ammocoetes und an Acanthias — jedenfalls lässt sich aber die Rückbildung der Muskulatur und ihrer Nerven auf die erwähnte Weise am natürlichsten erklären. Ob alle vor den Hypoglossusmyotomen gelegene Myotome phylogenetisch zu den letzteren zu rechnen sind, bleibt eine offene Frage, doch bin ich geneigt, den rudimentären Charakter des ersten Myotoms bei Reptilien und Teleostiern durch die Annahme einer solchen Reduktion zu erklären.

Es ist nach den Untersuchungen von Neal (97) wahrscheinlich geworden, dass im Bereiche der subbranchialen Muskulatur eine sekundäre Theilung der Myotome stattgefunden hat. An Embryonen von Petromyzon Planeri von 5 mm Länge findet Neal erst am 13. Myotome eine Verbindung des ventralen und des dorsalen Abschnittes der Myotome im Bereiche des Kiemenkorbes. Rostral vom 13. Myotome sind die dorsalen und ventralen Abschnitte von einander getrennt durch die Furche, in welcher die Kiementaschen nach außen münden. Hier liegen im dorsalen Abschnitte zwölf, im ventralen neun Segmente. Aber bloß vom siebenten bis elften, also von vier Myotomen aus gehen ventrale Fortsätze in die subbranchiale Region, sie müssen also eine Theilung eingehen, zur Bildung der neun später hier nachzuweisenden Segmente. Dass diese Theilung von der Zahl der Kiemenbogen beeinflusst wird, ist wahrscheinlich, denn bei Embryonen von 15—18 Tagen post. fec. entspricht die Zahl der Segmente des Musculus parietalis ventralis (so nennt Neal die ventrale Branchialmuskulatur) genau der Zahl der Kiemenbogen. Diese sekundäre Bildung von Muskelknospen, resp. von Auswüchsen des ventralen Myotomfortsatzes bietet nichts Auffälliges; man denke nur an die Theilung einer bei Selachiern zur paarigen Extremität tretenden Muskelknospe in zwei dorsale und zwei ventrale Knospen — jedenfalls beweist dieselbe, dass die Zahl der zur hypobranchialen Muskulatur beitragenden Myotome in gar keiner Beziehung steht zur Zahl der Kiemenbogen. — Eine andere Angabe von Neal (97, pag. 448) verdient in diesem Zusammenhange Beachtung. Er fand an einem Exemplar von Petromyzon fluviatilis, gleich nach der Metamorphose, linkerseits vor dem 15. Myotom, in der dorsalen Reihe 14, in der ventralen 13, während sich rechterseits ventral bloß zwölf Segmente finden. Neal erklärt diese Thatsache durch die Annahme, dass linkerseits eine sekundäre Theilung eines Myotoms in der ventralen Reihe stattgefunden habe, und beruft sich dabei auf einen Befund bei einem Embryo von Petromyzon marinus von 18 Tagen ($7^1/_2$ mm), bei welchem das Myoseptum zwischen dem

sechsten und siebenten und dasjenige zwischen dem siebenten und achten Myotom sich auf halber Höhe theilen, so dass jedes ventralwärts in zwei Myosepta zerfällt, welche Myotome zwischen sich fassen. Folglich ist hier eine sekundäre Theilung der Myotome direkt nachzuweisen. Vielleicht darf ich in diesem Zusammenhang an die von Cori (92) geschilderte einseitige Vermehrung der Segmente bei Anneliden erinnern.

Die bei Reptilien auftretende Verschmelzung einzelner Myotomfortsätze zur Bildung der Hypoglossusmuskulatur ist wohl nicht anders aufzufassen, als jede Reduktion der in der Muskulatur zum Ausdruck kommenden Metamerie. Die Fischel'schen Befunde bei Vögeln und Säugethieren scheinen darauf hinzuweisen, dass bei diesen Klassen die Unterscheidung einer Metamerie in der Anlage der Bauchmuskulatur schon frühzeitig unmöglich wird, indem die aus den ventralen Enden der Myotomfortsätze austretenden Zellen eine mehr oder weniger einheitliche Masse bilden, wohl in ähnlicher Weise, wie das Mollier für die in den Bereich der vorderen Extremität gelangenden Myotomfortsätze beschreibt. Ein solches Verhalten ist bei Reptilien im Bereiche des Rumpfes nicht zu erkennen, dagegen deuten die Befunde an den vorderen Myotomen darauf hin, dass durch Verschmelzung einzelner Fortsätze die Metamerie in der Anordnung der Muskulatur verloren geht, obgleich sie in dem Verlauf und der Vertheilung der Nerven klar hervortritt. Es ist mir eben so wenig wie Fischel gelungen, bei Säugethieren und Vögeln ventrale Myotomfortsätze aufzufinden, welche sich zur Bildung der Hypoglossusmuskulatur zusammenlegen; übrigens ist es nicht anzunehmen, dass Froriep bei seiner sorgfältigen Untersuchung aus dem Jahre 1882, solche Fortsätze übersehen hätte. Offenbar sind auch hier die von Fischel an den ventralen Myotomkanten beschriebenen Vorgänge des Austritts einzelner Zellen die einzigen, welche zur Bildung der Hypoglossusmuskulatur führen. Man hat wohl die bei Säugethieren und Vögeln nachgewiesenen Zustände im Gegensatz zu den bei Reptilien bestehenden als einen abgekürzten Entwicklungsvorgang aufzufassen; eine principielle Differenz ist nicht anzunehmen.

Zahl der Wurzeln des N. hypoglossus.

Über die Zahl der Wurzeln, welche sich zum N. hypoglossus vereinigen, hat zuerst van Bemmelen bestimmte Angaben gemacht (89, pag. 246), die besonders auch für die Entscheidung der Frage wichtig sind, wie viele von den Sklerotomsegmenten, die den fünf

vordersten Myotomen entsprechen, in die Bildung des Schädels eingehen. VAN BEMMELEN sagt: »Das beste Kriterium, das ich für die Bestimmung der Grenze zwischen Hinterkopf und Halswirbelsäule gefunden habe, ist der Zustand der Spinalganglien. In späteren Entwicklungsstadien findet man am ersten Cervicalnerven keinen Nervenknoten, und der des zweiten ist etwas kleiner, als die folgenden. Übergangsstadien beweisen, dass der Wurzelstrang des Accessorius bis zu diesem ersten bleibenden Spinalganglion heranreicht und dass die Ganglienzellenmasse, welche anfänglich beim fünften Somit vorkommt, sich bald wieder rückbildet. Daraus folgt, dass die Grenze zwischen Kopf und Hals zwischen dem vierten und fünften der oben beschriebenen Somiten zu suchen ist.«

Ich finde Folgendes: In einem Stadium, welches die Loslösung der einzelnen Myotomfortsätze von ihrem Mutterboden zeigt und in welchem die Hypoglossusmuskulatur schon zur Gewinnung ihres Ansatzes am Schultergürtel caudalwärts ausgewachsen ist, sehe ich vier motorische Wurzeln zur Bildung des N. hypoglossus vereinigt. Dazu kommt noch ein Theil der folgenden ventralen Wurzel, die sich aber alsbald vom Stamm des N. hypoglossus wieder abzweigt, um in die hintere am Schultergürtel ihren Ursprung nehmende Partie der Hypoglossusmuskulatur einzutreten. Von den vier ersten Wurzeln des N. hypoglossus entspringt bloß einer, der vierte, in der Höhe eines Spinalganglions, und zwar zeigt dasselbe einen rudimentären Charakter. Es hängt mit dem Bogen des Accessorius zusammen und giebt keine dorsale Wurzel ab. Der N. accessorius reicht ein Segment weiter caudalwärts und verbindet sich mit dem dorsalen Theile eines Spinalganglions normaler Größe. Die fünfte Wurzel des N. hypoglossus entspringt nun von dem ersten Nerven, der ein normal großes Spinalganglion besitzt. Wenn ich mich nun auf die Figuren 1—9 der Taf. III beziehe, so sehen wir, dass das erste Spinalganglion, allerdings in stark rudimentärer Gestalt auf der Höhe des vierten Myotoms zu finden ist, dass aber auch das Spinalganglion am fünften Myotom keine normale Größe besitzt. Das erste voll ausgebildete Spinalganglion findet sich auf der Höhe des sechsten Myotoms und dieses Ganglion befindet sich beim erwachsenen Thiere am zweiten Cervicalnerven, indem der erste Cervicalnerv ein Ganglion überhaupt nicht besitzt. Ich komme daher zu demselben Schlusse, wie VAN BEMMELEN, nämlich, dass die Grenzlinie von Schädel und Hals bei Lacerta zwischen das vierte und fünfte Segment zu setzen sei und dass demnach vier Sklerotome, von den vier ersten Urwirbeln

herstammend, in die Bildung des Craniums eingehen. In welcher Weise dies vor sich geht, ist nicht genauer anzugeben; wir sind in Bezug auf diesen Punkt lediglich auf die aus den Nervenverhältnissen sich ergebenden Schlüsse angewiesen.

Chiarugi hat in zwei Arbeiten (89 und 97) die Verhältnisse geschildert, welche bei Sauropsiden und Säugethieren zum Anschlusse von Rumpfsklerotomen an den Kopf führen. Er findet (89, pag. 86) bei Lacerta fünf Occipitalsegmente, bei Vögeln und Säugethieren bloß vier. Die Zahl der ventralen Wurzeln betrage bei Reptilien fünf, bei Säugethieren vier, bei Vögeln drei (Chiarugi, 89 pag. 87). Es würden also nach Chiarugi fünf Sklerotome in die Bildung des Hinterkopfes bei Lacerta eingehen, und die Grenze zwischen Kopf und Hals würde demgemäß zwischen das fünfte und sechste Segment zu verlegen sein. Es handelt sich, verglichen mit van Bemmelen's von mir bestätigten Angaben, um einen Unterschied eines Urwirbels; wir nehmen vier, Chiarugi fünf Occipitalurwirbel an.

In Bezug auf die Umbildung der Hypoglossusmuskulaturanlage gehen meine Befunde nicht über diejenigen von Mollier hinaus; ich kann mich also mit einem Hinweise auf seine Darstellung und Figuren begnügen (Mollier, 95, pag. 67 und 68 mit Textfig. 5, 6, 7).

Mesodermabschnitte im Vorderkopfe.

Ich wende mich nun zur Beschreibung der Mesodermabschnitte im Vorderkopfe von Lacerta, die C. K. Hoffmann im Gegensatz zu den Occipitalurwirbeln oder cänogenetischen Segmenten als palingenetische Segmente bezeichnet. Die Schwierigkeiten, welche die Beschaffenheit des Materials der Untersuchung dieser Gebilde entgegensetzt, sind zwar nicht geringe. Erstens ist es oft schwer oder gar unmöglich, in frühen Stadien manche der fraglichen Mesodermabschnitte zu erkennen (so bereitet z. B. die Auffindung der ersten Anlage des M. rectus externus und des M. obliquus superior die größten Schwierigkeiten). Zweitens sind in Folge cänogenetischer Veränderungen am Kiemenkorbe, insbesondere durch die an demselben Platz greifende Reduktion, die ontogenetischen Verhältnisse vielfach unklar geworden, so dass ich in Bezug auf manche Einzelheiten keinen genaueren Aufschluss erhalten konnte. Zwar gelang es mir, das Auswachsen der aus der ersten Kopfhöhle entstehenden Oculomotoriusmuskulatur festzustellen, dagegen habe ich vergeblich versucht, ihre spätere Umlagerung bis zum fertigen Zustande zu ver-

folgen. Letzterer ist bei Lacerta durch die Ausbildung eines besonderen Retractor bulbi bedeutend komplicirt (Weber, 77), was das Studium von Quer- und Sagittalschnittserien späterer Stadien erschwert. Über den M. obliquus superior kann ich eine wichtige Angabe machen, nämlich die, dass derselbe sich aus dem dorsalen Theil der Trigeminusmuskelanlage entwickelt. Eine dem entsprechende Ableitung des M. rectus externus etwa von der Facialis- oder Glossopharyngeusmuskelanlage ist mir nicht gelungen. Die letztere Muskulatur, sowie diejenige, welche vom Vagus und Accessorius versorgt wird, habe ich in ihrer Umwandlung nicht genauer verfolgen können. Meine Angaben beschränken sich also in der Hauptsache auf die drei Anlagen der Augenmuskeln (erste, zweite, dritte Kopfhöhle van Wijhe's), auf die Anlage der Trigeminus- und Facialismuskulatur und auf das Verhalten der motorischen Kopfnerven zu diesen Anlagen.

Die Kopfhöhle von Lacerta.

Ich beginne mit der Entwicklung und Umbildung der Oculomotoriuskopfhöhle. Es ist dies das einzige Mesodermsegment des Vorderkopfes, welches bei Lacerta ein recht großes Lumen aufweist. Seine erste Entwicklung bei Vögeln (Ente) ist von Rex (97) zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung gemacht worden, während die Arbeit von Oppel (90) über Anguis fragilis sich hauptsächlich mit späteren Stadien beschäftigt. Die Angaben von Rex werden wohl am besten nach der Schilderung der einschlägigen Verhältnisse bei Lacerta Berücksichtigung finden.

Erste Anlage der Kopfhöhle bei Lacerta.

Betrachten wir den in Fig. 15 abgebildeten medianen Längsschnitt durch einen Embryo von Lacerta muralis mit einem deutlich abgegrenzten Urwirbel. Die Medullarplatte ist in ihrer cranialen Partie bedeutend mächtiger als weiter caudalwärts. Unter derselben ist das Entoderm in den caudalen $^2/_3$ der Embryonalanlage deutlich als Chorda differenzirt; eine leichte Einbuchtung, *s*, bezeichnet die Stelle, wo eine für die Chorda charakteristische Stellung der Zellkerne cranialwärts ein Ende nimmt. Von hier an nach vorn besteht das Entoderm aus ganz hohen cylindrischen Zellen, deren Kerne nicht, wie in der caudalwärts von *s* befindlichen Strecke, an die Peripherie der Zellen gerückt sind. Im Bereich des Proamnions besteht das Entoderm aus niedrigen kubischen oder selbst ganz platten

Zellen. Die Abbiegung der Medullarplatte nach vorn ist schon auf diesem Stadium ziemlich deutlich.

Untersucht man ein etwas früheres Stadium vor der Bildung des ersten Urwirbels, so erhält man auf Querschnitten in der caudalen Partie der Embryonalanlage das typische Bild einer leicht gewölbten Chordaplatte, die sich nach beiden Seiten hin ziemlich scharf von den übrigen recht niedrigen Entodermzellen absetzt. An einzelnen Stellen ziehen sich von den Rändern der Chordaplatte aus kleine Spalten oder Ausbuchtungen in das Mesoderm hinein, über deren Bedeutung man die Ausführungen von Will (92) nachlesen möge. Das Bild ändert sich cranialwärts in so fern, als die Chordaplatte breiter wird, ihre Wölbung verliert und seitlich in cylindrische und kubische Epithelzellen übergeht. Cranialwärts werden die Entodermzellen höher und verlieren ihre in der Lage der Kerne zum Ausdruck kommende regelmäßige Anordnung. Die seichte Einbuchtung *s* ist hier nicht wahrzunehmen.

Wir gehen bei der Beschreibung der zur Bildung der Oculomotoriuskopfhöhle führenden Vorgänge von dem Stadium der Fig. 15 (Lacerta muralis mit einem scharf abgegrenzten Urwirbel) aus. Es bestehen nicht unerhebliche individuelle Variationen bei Embryonen mit der gleichen Zahl von Urwirbeln, daher gebe ich mehrere Bilder von Sagittalschnitten (Fig. 16—22), aus denen man das Wesentliche des Vorgangs erkennen wird. Ich bemerke noch, dass bei Lacerta die Kopfdrehung sehr frühzeitig eintritt, indem manchmal schon bei Embryonen mit 2—3 Urwirbeln Andeutungen davon vorhanden sind, während sie bei Embryonen mit 6—8 Urwirbeln in der Regel schon ziemlich deutlich ausgeprägt ist, was natürlich die Gewinnung brauchbarer Sagittalschnittserien durch den cranialen Theil der Embryonalanlage erschwert.

An der Fig. 16 sehen wir, dass die Abgrenzung der Kopfplatte nach vorn hin noch deutlicher ist als an der Fig. 15. Die Schnittrichtung ist nicht genau sagittal, man sieht daher ein Stück des Mesoderms zwischen Medullarplatte und Entoderm sich einschieben. Die Chorda ist (durch Kombination von Schnitten dargestellt) bis zu der mit *s* bezeichneten Einbuchtung entwickelt, von dieser Stelle an nach vorn besteht das Entoderm aus höheren cylindrischen Zellen, die eine viel mächtigere Schicht darstellen als diejenigen der Chordaplatte. An dem Proamnion gehen die hohen Zellen des Entoderms in kubische Zellen über. Auf der vorderen Strecke des Entoderms kann ich zwei Ausbuchtungen nachweisen, von denen ich die hintere

mit *s*, die vordere mit *a* bezeichnet habe. Sie liegen in diesem Stadium hinter einander, später rückt bei stärkerer Abbiegung des Kopfes die ursprünglich vordere Ausbuchtung (*a*) ventralwärts (Fig. 18). Auf dem vorliegenden Stadium sind die beiden Einbuchtungen ziemlich seicht, später wird *a* bedeutend tiefer (Fig. 19). Überhaupt bestehen sowohl in Bezug auf den Abstand der beiden Ausbuchtungen von einander, sowie in Bezug auf ihre Tiefe bedeutende Variationen, was sich wohl ohne Weiteres aus der Betrachtung der Fig. 16—21 ergiebt.

Der Einbuchtung *s* entspricht, wie ich hier gleich bemerken möchte, die Stelle, von welcher aus die erste Kopfhöhle bei Entenembryonen entsteht (Rex, 97). Bis auf einen Punkt scheinen die Vorgänge übereinzustimmen. Bei stärkerer Vergrößerung untersucht, lässt sich an dem auf Fig. 16 abgebildeten Schnitt ein feiner Kanal erkennen, welcher von *s* ausgehend in die zwischen *s* und *a* gelegene Entodermmasse eindringt. Das Lumen des Kanals ist sehr fein, doch kann man nicht daran zweifeln, dass er durch epithelial angeordnete Zellen begrenzt wird. Er entspricht wohl der von Rex auf seinen Fig. 1 und 3 gezeichneten, von *s* ausgehenden Spalte, mit dem Unterschied jedoch, dass dieselbe nicht wie bei der Ente dorsal- und caudalwärts, sondern zunächst in Stadien, wo die Abbiegung der Anlage ventralwärts noch nicht weit gediehen ist, direkt nach vorn, später nach vorn und ventralwärts verläuft. An der Identität der beiden Gebilde kann jedoch nicht gezweifelt werden. In die Ausbuchtung *a* lagert sich Dotter ein, dagegen nicht in die Ausbuchtung *s* und in den hier beginnenden Kanal oder Spalt.

An einer anderen Sagittalschnittserie von einem Embryo mit zwei Urwirbeln (Fig. 21) sehe ich gleichfalls die beiden Ausbuchtungen *s* und *a*. Die Medullarplatte setzt sich auch hier nach vorn hin sehr deutlich ab, die Schnittserie ist nicht genau sagittal, daher nach rechts in der Figur Mesoderm zu sehen ist.

Etwas eigenartig sind die auf Fig. 18 dargestellten Verhältnisse. Hier besteht an Stelle der seichten Einsenkung *s* eine tiefe Einbuchtung, von deren vorderem Umfange ein feiner und kurzer Spalt ventralwärts in die Entodermmasse eindringt. Letztere ist übrigens weniger mächtig als bei den anderen Embryonen desselben Altersstadiums (drei Urwirbel). In die Bucht *s* sind einige Dotterplättchen eingelagert. Wie diese Bildung aufzufassen ist, kann ich nicht sagen, vielleicht ist dabei an den von Kupffer beschriebenen Vorgang bei Ammocoetes zu erinnern, wo die erste Kopfhöhle durch eine direkte

Ausbuchtung des Entoderms gebildet wird. Jedenfalls ist der Befund zu beachten; der vorderste Theil der Embryonalanlage ist stark abgebogen und die Bucht *a* ziemlich tief.

Die Fig. 19 und 20 zeigen einen bedeutenden Fortschritt in der Entwicklung. Während der von *s* bis *a* reichende Abschnitt des Entoderms in den bisher abgebildeten Stadien einen epithelialen Charakter wahrt, ist er auf Fig. 19 bedeutend verdickt, und zwar nicht im Sinne eines mehrfach geschichteten Epithels, sondern als eine Zellmasse, von der nur die unmittelbar das Lumen des Urdarmes begrenzenden Zellen epithelialen Charakter besitzen. Die Einbuchtung *a* ist auf beiden Figuren vertieft; die zwischen *a* und *s* liegende Verdickung des Entoderms besteht aus ziemlich hohen cylindrischen Entodermzellen als Begrenzung des Urdarmes, die gegen die Abgangsstelle des Proamnions recht niedrig werden, sowie aus einer Menge von unregelmäßig abgegrenzten Zellen, in welcher der von *s* ausgehende Spalt nicht mehr zu verfolgen ist. Die Figur besitzt eine gewisse Ähnlichkeit mit der Fig. 8 von Rex (Entenembryo mit acht Urwirbeln). Auch hier ist eine Zellmasse vorhanden, deren Kerne unregelmäßige Anordnung zeigen und in welche sich ein von *s* ausgehender Spalt allerdings dorsal- und caudalwärts hinein erstreckt. Die Rex'sche Figur entspricht im Übrigen einem späteren Stadium als meine Fig. 19, indem sie den Schluss der Chordarinne und die Selbständigkeit der Chorda bis zur vorderen Zellmasse des Entoderms darstellt.

Im Wesentlichen stimmen die für Fig. 19 geschilderten Verhältnisse auch für Fig. 20 zu, die beiden Buchten *s* und *a* sind nicht so tief, die zwischen den beiden Punkten liegende Zellmasse in dorsoventraler Richtung nicht so ausgedehnt wie in Fig. 19 (von einem Embryo mit der gleichen Urwirbelzahl).

Zu einer Zeit, wo sich die Chorda noch nicht abgeschnürt hat, tritt eine Einbuchtung des hohen cylindrischen Entoderms in der vordersten Partie der Embryonalanlage auf. Von dieser Ausbuchtung geht in etwas späteren Stadien cranial- und ventralwärts ein feiner Kanal aus, welcher sich später in eine aus unregelmäßigen Zellen bestehende Wucherung des Entoderms hineinzieht. Ich habe das Schicksal dieser Zellmasse, sowie des fraglichen Spaltes nicht in einer ununterbrochenen Reihe von Serien verfolgen können, doch wird nach den Rex'schen Angaben über die Ente wohl kein Zweifel darüber bestehen können, dass wir es hier mit der Anlage der ersten (Oculomotoriuskopfhöhle) zu thun haben.

Angaben von Rex über die Entwicklung der ersten Kopfhöhle bei Enten-Embryonen.

Rex findet bei Entenembryonen mit einem Urwirbel eine Verdickung der dorsalen Darmwand im vordersten Bereich der Embryonalanlage, deren Zellen weniger deutlich zu einem Epithel angeordnet sind. An einer gewissen Stelle (*S*) findet sich eine Einbuchtung, die sich dorsal und caudalwärts hinzieht. Von der Stelle, wo diese Einbuchtung ausmündet, bis zu der Stelle, wo die Chorda deutlich von dem Entoderm getrennt ist, besteht die Darmwand aus Epithelzellen, die ein indifferentes Verhalten aufweisen, d. h. nicht so hoch sind wie die Epithelzellen an der vorderen Partie der Darmwand, und nicht so niedrig wie die Entodermzellen caudalwärts von dem Punkte, wo die Chorda noch mit dem Entoderm zusammenhängt. Diese Strecke »indifferenten Epithels« wird von Rex als interepitheliale Zellmasse bezeichnet. Die von *S* ausgehende Bucht ist die früheste Anlage der (ersten) Kopfhöhle. In den folgenden von Rex beschriebenen Entwicklungsstadien wird die interepitheliale Zellmasse dadurch immer kürzer, dass sie ihr indifferentes Verhalten aufgiebt und sich in Chorda und Entoderm umbildet. Bei einem Entenembryo mit zwei Urwirbeln gewinnt das Vorderende des Darmes einen ventralen Abschluss, der Spalt (von *S* ausgehend) erstreckt sich noch weiter nach hinten. In Bezug auf einen Entenembryo mit fünf Urwirbeln sagt Rex (97, pag. 98): »Es kommt hier zur Bildung eines neuen Scheitels des Vorderdarmes. Indem sich die dorsale und ventrale Wand des ursprünglichen Scheitels eng an einander schließen, wurde die Lichtung desselben zu einer schmalen Spalte umgebildet, hierdurch erhielt aber der Vorderdarm proximalwärts einen neuen Abschluss; es kam zur Bildung eines neuen Scheitels. Distalwärts steht die spaltförmige Lichtung des ursprünglichen Scheitels mit jener des neu gebildeten durch eine feine quere Spalte in Verbindung. Die Lichtung des ursprünglichen Scheitels habe ich im beschreibenden Theil meiner Abhandlung als ventrale, die in das Zellmassenvorderende eindringende Fortsetzung derselben als dorsalen Abschnitt des Divertikels des Vorderdarmes bezeichnet. Die Zellmasse entspricht dem mit der dorsalen Darmwand verschmolzenen Vorderende des Kopffortsatzes.« Bloß der ventrale Abschnitt des Divertikels wurde von Rex weiter verfolgt, denn bloß dieser Abschnitt steht in Beziehung zum ersten Kopfhöhlenpaar. »Die Anlage des prämandibularen Höhlenpaares und seines Verbindungskanales wird bei der Ente von der stark

rückgebildeten und seiner Lichtung verlustig gewordenen ursprünglichen Scheitel des Vorderdarmes, sowie von den diesem Scheitelreste seitlich entstammenden mesodermalen Zellsträngen gebildet. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass der Aushöhlungsprocess, dem die Anlage des Kopfhöhlenpaares und dessen Verbindungskanal unterliegt, zur ursprünglichen Lichtung des Scheitelrestes in Beziehung gebracht werden kann.«

Der Leser sieht, dass die Angaben von Rex bedeutend über Dasjenige hinausgehen, was ich für Lacerta habe feststellen können. Es kann jedoch kein Zweifel darüber bestehen, dass die Vorgänge im Großen und Ganzen identisch sind. Die erste Anlage der Kopfhöhle verdankt ihre Entstehung einer Ausstülpung des Entoderms vor dem cranialen Ende der Chorda, doch können erst erneute Untersuchungen an einem vollständigeren Material den Modus dieser Ausstülpung und der Bildung des vorderen Chordaendes feststellen. Die ersten Stadien, an denen ich die Kopfhöhlenanlage wieder auffinde, zeigen dieselbe etwa in der Ausbildung, wie auf der Textfig. 7 von Rex zu sehen ist, nämlich als eine solide Wucherung, die mit dem Vorderdarm noch in Zusammenhang steht. An dieses Stadium knüpfe ich weiter unten wieder an.

Einschlägige Verhältnisse bei Kaninchen-Embryonen.

Ich habe an einigen wenigen, aber gut konservirten Kaninchen-Embryonen versucht, die erste Anlage und die Ausbildung der Augenmuskulatur zu verfolgen. — Freilich gestattete mir die geringe Zahl von Stadien nicht, mehr festzustellen, als dass sich auch bei Säugethieren ähnliche Vorgänge am Vorderende des Darmes abspielen, wie bei Vögeln und Reptilien. Von der Absicht, die Ausbildung der Augenmuskulatur bei Säugethieren in späterer Zeit zu untersuchen, wurde ich abgehalten durch die Unmöglichkeit, die kleinen, oft von dem umgebenden Gewebe kaum unterscheidbaren Zellmassen, welche aus dem beim Kaninchen soliden ersten Kopfsomiten hervorgehen, mit der wünschenswerthen Genauigkeit zu verfolgen. Inzwischen ist eine Arbeit von K. Reuter (97) über die Entwicklung der Augenmuskulatur beim Schwein erschienen, die mich in meiner Ansicht bestätigt, dass die Verfolgung der Umbildung der Augenmuskulatur bei Säugethieren mit den größten Schwierigkeiten verknüpft ist. Ich komme auf die Angaben von Reuter später zurück; hier möchte ich bloß hervorheben, dass ich die Behauptung Reuter's (97, pag. 373), »die gesammten Augenmuskeln hängen in der Gegend ihres ersten Auftretens, wo Stiel, oberer und unterer Schenkel

ihrer primitiven Anlage sich vereinigen und die zugehörigen Nerven empfangen, als ein untrennbares Ganzes mit einander zusammen«, mit den später zu schildernden Befunden bei Reptilien durchaus nicht in Einklang zu setzen vermag.

Ich erläutere ein paar Figuren, an denen die fundamentale Übereinstimmung der Vorgänge bei Vögeln, Reptilien und Säugethieren zu erkennen sein dürfte.

Die zu schildernden Stadien bei Säugethieren (Kaninchen) sind in Bezug auf die Zahl der Urwirbel und die Abhebung des vordersten Theils der Embryonalanlage weit fortgeschrittener als die bisher erwähnten Stadien von Lacerta. Fig. 22 stellt einen Sagittalschnitt durch den cranialen Theil eines Kaninchenembryos mit elf Urwirbeln dar. Die Kopfkrümmung, die schon in diesem Stadium ziemlich ausgeprägt ist, macht die Anfertigung genauer Medianschnitte geradezu unmöglich. Wir sehen einen Aortenbogen entwickelt, welcher beiderseits vom vorderen, ventralwärts abgebogenen Ende des Darmes dorsalwärts zieht. Die Wandung des Darmes ist von der Stelle an, wo sie ventralwärts umbiegt (s_1), stark verdickt; derjenige Theil, welcher sich zwischen Hypophysis (*hy*) und Mundbucht (*m.b.*) einschiebt, besteht aus Zellen, die den Charakter von Epithelzellen vollständig aufgegeben haben. Man kann am Vorderende des Darmes zunächst zwei Einbuchtungen unterscheiden, eine mehr dorsal gelegene (s_1'), an der Stelle, wo die dorsale Wandung ventralwärts umbiegt, und eine ventrale (*a*), an welcher die vordere Wand in den ventralen, entodermalen Theil der Rachenhaut umbiegt. Zwischen den beiden Ausbuchtungen besteht die Darmwand aus recht hohen cylindrischen Zellen, welche ohne Weiteres in die bei *a* befindliche, aus unregelmäßig angeordneten Zellen bestehende Masse (*t.z.M*) übergehen. Letztere ist auf fünf Sagittalschnitten (zu 10 μ) zu verfolgen, die von s_1 bis *a* reichende Verdickung der Darmwand bloß auf drei Schnitten. Zu beiden Seiten der von *a* ausgehenden Verdickung der Wandung liegt der erste Aortenbogen. Die Anlage der Hypophysis (*hy*) stellt sich als eine Einkerbung des Ektoderms dar, von welcher ein spitzer Epithelzapfen dorsalwärts auswächst. Die Mundbucht ist ziemlich tief und legt sich an die bei *a* gelegene Zellmasse, die ich als terminale Zellmasse bezeichne (*t.z.M*), an. Die Chorda steht, wie man durch die Untersuchung einer Querschnittserie durch einen Kaninchenembryo mit 11—12 Urwirbeln feststellen kann, im ganzen Bereich der Kopfanlage mit dem Ektoderm in Zusammenhang.

Die Fig. 23 ist einer Sagittalschnittserie durch einen Kaninchenembryo mit 14 Urwirbeln entnommen. Der vorderste Abschnitt des Darmes erscheint im Vergleich mit Fig. 22 bedeutend erweitert und geradezu abgerundet. Die dorsale Ausbuchtung s_1 ist weniger deutlich ausgebildet. Die dorsale Darmwand besteht aus höheren Zellen, wahrscheinlich ist jedoch die Chordarinne schief angeschnitten, denn auf einer Querschnittserie erscheint sie nicht anders als auf dem vorhin beschriebenen Stadium. Die dorsale Wandung des Darmes geht allmählich ventralwärts in die terminale Zellmasse über (*t.z.M*), die mächtiger ist als auf dem vorhergehenden Stadium. Wenn wir die Wandung des Darmes, von der Stelle an, wo sie an der seichten Ausbuchtung s_1 ventralwärts umbiegt, verfolgen, so sehen wir, dass sich zwischen s_1 und *a* eine weitere Ausbuchtung (*s*) findet, von welcher ein feiner Spalt in die terminale Zellmasse (*t.z.M*) eindringt. Letztere hängt an dieser Stelle besonders innig mit der Darmwand zusammen, während sie weiter ventralwärts nicht mehr mit dem Entoderm verbunden ist. Es ist wahrscheinlich, dass die kleine auf Fig. 22 mit *s* signirte Einbuchtung der Stelle *s* von Fig. 23 entspricht, obgleich ich in dem Stadium der Fig. 22 keinen Spalt innerhalb der terminalen Zellmasse nachweisen konnte. Die letztere füllt auf Fig. 23 einen Raum aus, welcher zwischen der Infundibularregion des Gehirns, der Hypophysentasche und der Mundbucht, resp. dem vorderen Ende der Rachenhaut gelegen ist. Die Mundbucht ist auf diesem Stadium weiter caudalwärts ausgewachsen und legt sich mit einer größeren Strecke ziemlich hoher cylindrischer Zellen an das Entoderm an, ohne jedoch mit demselben zu verschmelzen (Rachenhaut *R.H*). Die Hypophysisanlage ist nicht weiter gediehen als in dem Stadium der Fig. 22.

Gehen wir die Schnittserie lateralwärts durch, so ist leicht zu erkennen, dass die terminale Zellmasse beiderseits in denjenigen Abschnitt des Kopfmesoderms übergeht, welcher dem zur Bildung der primären Augenblasen bereits auswachsenden Zwischenhirn caudalwärts anliegt. Diese Zellen zeichnen sich durch dichtere Zusammenlagerung und durch dunklere Färbung ihrer Kerne vor dem übrigen Mesoderm aus; ein Lumen oder eine epitheliale Anordnung ist jedoch nicht nachzuweisen. Den gleichen Unterschied gegenüber dem übrigen Kopfmesoderm weist eine andere Zellmasse auf, die sich, dorsalwärts breit beginnend und ventralwärts allmählich verschmächtigend, in den Mandibularbogen hineinzieht, die Anlage der Trigeminusmuskulatur.

In dem Stadium der Fig. 23 ist die mit *t.z.M* signirte Mesodermmasse noch mit dem Entoderm in Verbindung. Bei einem Kaninchenembryo mit 17—18 Urwirbeln hat sich diese Verbindung gelöst, wir haben nunmehr nur noch zwei Zellmassen, die nach dem Durchbruch der Rachenhaut bloß durch einen Zellstrang unter einander verbunden sind. Letzterer ist schwer von den umliegenden Zellen des Kopfmesoderms zu unterscheiden. Später fällt diese mediale Verbindung ganz fort; die lateralen, an das Zwischenhirn sich anschließenden Zellmassen nehmen stark an Umfang zu und stellen eine caudal und lateralwärts von der Augenblase und dem Opticus gelegene Anlage dar, mit welcher sich der Nervus oculomotorius verbindet und aus welcher die Oculomotoriusmuskulatur entsteht. Eine ähnliche solide Anlage dieser Muskulatur findet sich auch bei Schlangen (Tropidonotus). Dass die Weiterentwicklung durch Auswachsen von der soliden Anlage vor sich geht, ist sicher; doch habe ich den Process im Einzelnen nicht verfolgt und möchte in diesem Punkte auf die Abhandlung von K. Reuter (97) verweisen. Ich kann Reuter nicht beistimmen, wenn er (pag. 20) die sämmtliche Augenmuskulatur von einer gemeinsamen Anlage ableitet. Es müsste denn der Entwicklungsmodus bei Säugethieren von demjenigen bei Selachiern, Reptilien und Vögeln gänzlich abweichen. Übrigens bemerke ich, dass ich die Herkunft des M. rectus externus und M. obliquus superior bei Säugethieren nicht habe feststellen können.

Der Leser wird aus meiner Schilderung entnommen haben, dass ich die fragliche Zellmasse (*t.z.M*) bei Säugethieren mit der von Rex bei der Ente, von mir bei Reptilien geschilderten Anlage der Oculomotoriuskopfhöhle für identisch halte. In Bezug auf den Modus der ersten Entstehung ist zwischen Sauropsiden und Säugethieren kein wesentlicher Unterschied vorhanden. Ich habe die Angaben von Kupffer (94*b*) und Valenti (94, 95, 97), nach denen ein Theil dieser Masse als eine rudimentäre entodermale Anlage der Hypophysis aufzufassen sei, an einer anderen Stelle zu widerlegen gesucht (Corning 99).

Ich hebe noch hervor, dass in der Ausbildung der auf Figg. 22 und 23 dargestellten Verhältnisse Variationen vorkommen, die mit der Entwicklung und der Rückbildung des vordersten Abschnittes der Chorda in Zusammenhang stehen. Diese Variationen beziehen sich besonders auf die Ausbildung der mit *t.z.M* bezeichneten Zellmasse, sowie auch der Verdickung der vorderen Darmwand, die sich von s_1 bis *a* erstreckt.

Das erste Stadium von Oppel entspricht ungefähr meiner Fig. 24 (Embryo von Lacerta muralis mit neun Urwirbeln); vielleicht auch einem etwas späteren Stadium. Denn Oppel zeichnet nicht eine solide Anlage, sondern noch eine kleine Höhlenbildung, die beiderseits Platz gegriffen hat Der betreffende Embryo von Anguis fragilis besaß elf Urwirbel. Es ist das Verdienst von Kupffer (92) und von Rex (97) gezeigt zu haben, dass die erste Anlage der Kopfhöhle in weit früheren Stadien zu suchen sei und meine Beobachtungen an Lacerta und an Säugethieren bestätigen dies. Der Zusammenhang zwischen Chorda, Mesoderm und Darm, auf welchen Oppel (90, pag. 610) hinweist, ist in viel früheren Stadien vorhanden; später besteht hier bloß ein Zellstrang, welcher die beiderseits ausgewachsenen soliden Anlagen der ersten Kopfhöhle unter einander verbindet. Oppel hat nun die Ausbildung der ersten Anlage zu zwei größeren, mit kubischem Epithel ausgekleideten Hohlräumen verfolgt — auch die Loslösung derselben von ihrem Mutterboden, sowie die Atrophie des »Stieles« der Blasen, durch welche dieselben ursprünglich mit dem Darmlumen oder doch wenigstens mit dem Entoderm in Zusammenhang standen. Aus den Oppel'schen Figuren, wie aus den meinigen, geht hervor, wie stark die Variationen sind, welche man in Bezug auf die Ausbildung des mittleren Verbindungsstückes zwischen den beiden Kopfhöhlen antrifft. Nicht selten bleibt die Verbindung noch in relativ später Zeit bestehen (vergleiche meine Fig. 27), in anderen Fällen ist sie schon zu einer Zeit verschwunden, wo die Höhlenbildung im lateralen Theile noch nicht auf ihrem Höhepunkt angelangt ist, in noch anderen sehen wir im Stiel einzelne kleinere Höhlenbildungen auftreten, die sich später mehr oder weniger vollständig zu einer großen Höhle vereinigen. Bei einem Embryo fand ich recht spät, zu einer Zeit wo die Höhlenbildung in dem lateralen Theile der Anlage ihr Maximum erreicht, ja wo die von den Wandungen der Höhle ausgehende Muskelbildung schon begonnen hatte, einen medianen Verbindungskanal zwischen den beiden Kopfhöhlen und von der Wandung dieses Verbindungskanals ausgehend, einen Zellstrang, der mit dem Entoderm verschmolz (Fig. 28).

Ausbildung der Kopfhöhle.

Ich schildere die weitere Ausbildung der Kopfhöhle an der Hand der Figg. 24—27. Fig. 24 ist einer Querschnittserie durch einen Embryo von Lacerta muralis mit neun Urwirbeln entnommen. Der Darm ist auf 24 Schnitten (zu 10 μ) abgeschnürt. Von der Stelle, wo der Darm vorn (auf der Querschnittserie) ein Ende nimmt,

gehen zwei seitliche, in der Medianlinie unter einander und mit dem Entoderm zusammenhängende flügelförmige Fortsätze aus (*V.str*). Sie erstrecken sich am Boden des ventral stark umgebogenen Hirnrohrs lateralwärts, reichen fast bis zum Ektoderm und unterscheiden sich sehr deutlich durch die dichtere Zusammenlagerung ihrer Zellen von dem übrigen Mesoderm. Ein epithelialer Charakter kommt diesen Zellen durchaus nicht zu, eben so wenig sind sie durch eine Basalmembran von der Umgebung abgegrenzt. Vielmehr springen einzelne Zellen aus der Masse vor, oder senden Fortsätze aus, wie man sich an mindestens zwei Stellen der Fig. 24 überzeugen kann. Ich kann die Möglichkeit, dass einzelne Zellen von dieser Masse sich ablösen und in das umgebende Mesoderm gelangen, nicht in Abrede stellen; in größerem Maße geschieht das sicher nicht. Die Anlage hängt noch mit dem Entoderm zusammen, in anderen Serien von demselben Stadium kann dieser Zusammenhang schon gelöst sein; überhaupt sind große Variationen in Bezug auf diesen Punkt zu konstatiren. Das übrige im Schnitte sichtbare Kopfmesoderm besteht aus unregelmäßig angeordneten Zellen, mit zahlreichen Ausläufern. Zu beiden Seiten des Vorderdarmes zieht sich ein auf dem abgebildeten Schnitt quer getroffenes Gefäß unmittelbar unter dem Medullarrohr (*x*) nach vorn hin (Arteria carotis interna). Das Herz ist als einfacher Schlauch auf sechs Schnitten zu 10 μ zu verfolgen. Beachtenswerth ist im Bereich der Perikardialhöhle die Höhe der die Splanchnopleura zusammensetzenden Zellen, die zum Theil ihren epithelialen Charakter wahren, zum Theil im Begriff sind aus dem ursprünglichen epithelialen Verbande auszutreten und sich als spindelförmige Elemente dem Herzendothel anzulegen. Cölom ist in größerer Ausdehnung in der Kopfanlage vorhanden, und zwar in den ventralen Theilen derselben. Von dem Cölom geht ein feiner Spalt aus, welcher sich dorsalwärts in das Kopfmesoderm hinaufzieht. Auf beiden Seiten dieses Spaltes liegen Zellen, die den epithelialen Charakter wahren, und zwar ist die mediale Wand des Spaltes bedeutend höher, als die laterale; mit anderen Worten die Splanchnopleura ist mächtiger als die Somatopleura. Die Cölomhöhle erstreckt sich in diesem Stadium nach vorn hin ungefähr bis zu einer Stelle, wo eine Verdickung des Ektoderms die erste Anlage des Gehörbläschens darstellt.

Bei einem Embryo von Lacerta muralis mit drei Urwirbeln sehe ich noch nichts von den auf Fig. 24 dargestellten lateralwärts auswachsenden Anlagen der ersten Kopfhöhle. Dagegen bemerke ich

an der dorsalen Wand des Darmes, da wo sie in die den Darm nach vorn hin abschließende Wandung übergeht, eine Verdickung, die caudalwärts mit der Chordarinne zusammenhängt, und auf vier bis fünf Schnitten lateralwärts zu verfolgen ist. Ein Lumen ist in dieser Zellmasse nicht vorhanden. Sie stellt ein Übergangsstadium dar, zwischen den Stadien der Figg. 15—21 und demjenigen der Fig. 24. Übrigens ist das letztere Bild im Wesentlichen schon bei Embryonen mit sieben bis acht Urwirbeln anzutreffen. Individuelle Variationen kommen häufig vor, in Bezug auf die Massenentfaltung der Anlage, in Bezug auf ihre Ausdehnung lateralwärts, sowie auf den Grad, in welchem eine epitheliale Anordnung der sie zusammensetzenden Zellen zu erkennen ist. Eine Höhlenbildung habe ich in diesen Stadien niemals beobachtet.

Fig. 25 ist der Querschnittserie durch einen Embryo von Lacerta viridis mit 15—16 Urwirbeln entnommen, Fig. 26 einer solchen durch einen Embryo von Lacerta muralis mit 16 Urwirbeln. Auf Fig. 25 sehen wir die erste Höhlenbildung beiderseits im Bereich der lateralen Partie der Anlage k_1; auf Fig. 26 ist dieselbe an einzelnen Stellen in dem Verbindungsstrang zwischen den beiden Anlagen aufgetreten, doch fehlt ein einheitlicher Verbindungskanal, der bei einzelnen Embryonen (vgl. Fig. 27) in beträchtlicher Weite vorhanden ist. Der Verbindungsstrang (*V.str*) hat sich auf dem der Fig. 25 zu Grunde liegenden Schnitt von dem Entoderm getrennt und besteht aus spindelförmigen Zellen, die lateralwärts in die nunmehr epithelial angeordneten Zellen der Kopfhöhlenwandung übergehen. Die Höhle ist beiderseits deutlich zu erkennen und zieht sich ein Stück weit gegen den Verbindungsstrang hin. Die Zellen der Wandung sind ziemlich hoch; sie nehmen mit der Ausdehnung der Höhle einen mehr kubischen und schließlich gar einen platten Charakter an. Auf Fig. 25 ist der erste Aortenbogen schräg angeschnitten, derselbe liegt dorsal- und caudalwärts von der Kopfhöhle. Das übrige Kopfmesoderm ist ziemlich dicht, die Fortsätze der Zellen stark entwickelt. Das Cölom reicht nicht so weit nach vorn, wie in dem Stadium der Fig. 24; der Herzschlauch ist S-förmig gekrümmt, die Aorta im größeren Theil des Rumpfes einheitlich, stellenweise durch eine Scheidewand in zwei Lumina zerfallend. Über andere Verhältnisse des Mesoderms werde ich später zu berichten haben.

An der Fig. 26 sehen wir den Process der Höhlenbildung im lateralen Theile der Anlage weiter fortgeschritten. Damit verknüpft

sich ein Reduktionsvorgang im Bereich des Verbindungsstranges, derselbe macht sich in sehr verschiedener Weise geltend, und ich habe nicht finden können, dass etwa die beiden untersuchten Arten, viridis und muralis, sich in diesem Punkte wesentlich von einander unterscheiden. Einerseits kann der Verbindungsstrang solid bleiben und dadurch zur Rückbildung gelangen, dass seine Zellen atrophiren oder sich wenigstens nicht mehr durch eine besonders dichte Anordnung von den umgebenden Mesodermzellen hervorheben. Andererseits kann der Zwischenstrang in größerer oder geringerer Ausdehnung Höhlenbildungen aufweisen, die entweder als eine Reihe einzelner kleinerer Höhlen bestehen bleiben, während dazwischen Strecken des Verbindungsstranges atrophiren (Fig. 26), oder als weiter Querkanal, der die beiden Kopfhöhlen unter einander in Verbindung setzt (Fig. 27). Sehr häufig ist der Befund von mehreren Höhlen, die später zu einer größeren Höhle zusammenfließen können, wie das überhaupt bei der nachträglichen Höhlenbildung von ursprünglich soliden Gebilden so häufig vorkommt (z. B. bei der Bildung der Allantoishöhle der Reptilien). Man kann noch in ziemlich später Zeit einen Querkanal auffinden, zu einer Zeit wo die Bildung der Oculomotoriusmuskulatur von der Wand der Kopfhöhle aus schon begonnen hat. Ein solches Bild giebt Fig. 28 wieder, das sowohl in Bezug auf das lange Erhaltenbleiben des Querkanals, als auch in Bezug auf die zwischen dem Entoderm und der Wandung des Kanals bestehende, durch einen Zellstrang dargestellte Verbindung, ganz eigenartige Verhältnisse aufweist. Meistens ist zu dieser Zeit keine Spur mehr von dem zweiten, geschweige denn von einer Verbindung mit dem Entoderm zu sehen.

Reduktionsvorgänge am Verbindungskanal oder Verbindungsstrang zwischen den beiden Kopfhöhlen.

Ich weise an dieser Stelle darauf hin, dass K. W. Zimmermann (98) bei einem menschlichen Embryo von 3,5 mm N.-St.-Länge Gebilde beschrieben hat, die er als Rudimente von Kopfhöhlen bezeichnet. Dieselben liegen »lateral von der Carotis interna und zugleich lateral von der Anlage der Rathke'schen Tasche etwas hinter der Augenblase in einer zellreicheren Gegend des Mesoderms, nahe dem Mundhöhlenepithel«. Rechts fanden sich drei, links sieben Bläschen, deren Wandungen aus epithelartig angeordneten Zellen bestanden. Zimmermann lässt es unentschieden, ob sie Reste von einer oder von mehreren Kopf-

Anlage einer Kopfhöhle beim Menschen. Zimmermann, 1898.

höhlen darstellen. Ich habe Gelegenheit gehabt, die Zimmermann-schen Präparate einzusehen und die Richtigkeit seiner Angaben zu bestätigen. Ich glaube bestimmt, dass es sich dabei um Rudimente der ersten (Oculomotoriuskopfhöhle) handelt und dass die mehrfachen Lumina auf einen ähnlichen Vorgang zurückzuführen sind, wie derjenige, welcher durch Fig. 26 veranschaulicht wird und zur Bildung einer ganzen Reihe von Höhlen geführt hat. Das würde auch die verschiedene Zahl der Lumina rechts und links erklären. Zur Ausbildung einer größeren Höhle kommt es beim Kaninchen und wahrscheinlich auch beim Menschen nicht, dagegen wuchern wohl die Zellen der Wandungen und bilden so die solide Zellmasse, welche der Augenblase caudalwärts anliegend die Oculomotoriusmuskulatur erzeugt.

Rolle des Verbindungsstranges oder Verbindungskanales.

Trotz der Variation in Bezug auf die Ausbildung des Verbindungsstranges bin ich im Stande, eine wesentliche Betheiligung desselben an der Entwicklung der Oculomotoriusmuskulatur auszuschließen. Letztere geht immer von der lateralen Partie der Anlage, in welcher die zuerst kleine Höhle später beträchtlicheren Umfang annimmt, aus, und zwar zu einer Zeit, wo, wohl gerade durch die Vergrößerung dieser Höhle, die Zellen der Wandung eine kubische oder gar eine platte Form angenommen haben. Zu dieser Zeit ist der Zwischenstrang meistens entweder vollständig verschwunden, oder doch in Rückbildung begriffen. Ich lege auf diesen Punkt besonderes Gewicht, weil man leicht die Vorstellung gewinnt, von welcher ich mich selbst im Laufe der Untersuchung erst allmählich frei gemacht habe, dass die Oculomotoriusmuskulatur, entsprechend ihrem späteren Ursprung von einem Punkt, oder doch von einem ziemlich eng begrenzten Felde im Hintergrunde der Orbita in der ganzen Ausdehnung der Kopfhöhlenwandung und des Verbindungsstranges gebildet werde. Das ist gewiss nicht der Fall, sondern sie entsteht von einem relativ kleinen Theil der Kopfhöhlenwandung und wächst sekundär gegen Ursprung und Ansatz aus. Das Gleiche gilt übrigens für den M. rectus externus, der noch in später Zeit sein Auswachsen caudalwärts hin fortsetzt: Bei manchen Teleostiern bildet er dadurch den mächtigen M. retractor oculi, welcher zwischen knorpeliger Schädelkapsel und Parasphenoid weit nach hinten reicht.

Fig. 27 stellt einen Schnitt durch einen Embryo von Lacerta viridis mit 21—24 Urwirbeln dar, unmittelbar vor der Differenzirung

an den Wandungen der ersten Kopfhöhle, welche zur Muskelbildung führt. Sehr auffallend ist die weite Kommunikation zwischen den beiden Kopfhöhlen, deren Wandung von niedrigen, kubischen Epithelzellen gebildet wird. Die Kopfhöhle hat in diesem Stadium beiläufig das Maximum ihrer Ausdehnung erreicht. Eine Differenzirung im Sinne der Bildung von quergestreifter Muskulatur ist nicht eingetreten.

Angaben der Autoren über die Umbildung der Kopfhöhlenwandung zu Muskulatur.

Über diesen Vorgang bei Reptilien hat bisher bloß Oppel (90) genauere Angaben gemacht. Oppel betont (pag. 617), dass an der Bildung der Oculomotoriusmuskulatur »in hervorragender Weise die nicht dem Auge zugekehrten Seiten« der Kopfhöhle theilnehmen, während das Epithel auf der Seite gegen das Auge unverändert bleibt. Von besonderer Wichtigkeit ist dabei die Ecke, an welcher die muskelbildenden Platten zusammenstoßen, dieselbe entspricht etwa der Stelle, von welcher früher der Stiel abgegangen war, also dem Hals der Kopfhöhle. Hier trennt sich ein Abschnitt durch Vorspringen je einer Falte an den Seitenwänden (doch nur zum Theil) von der Kopfhöhle ab. Es sei nicht unwahrscheinlich, dass dieser Theil dem oben beschriebenen Hals der Kopfhöhle entsprechen könnte, der jetzt, nachdem die Ausdehnung der Wand der Kopfhöhle eine geringere geworden ist, sich wieder abgrenzen kann. Die Kopfhöhle soll sich dann unter fortschreitender Muskelbildung immer mehr verengen — auf der Fig. 9 von Oppel sehen wir auf zwei Seiten des Dreiecks kein Epithel mehr, sondern auswachsende Muskelfasern, während das Epithel der gegen das Auge gewandten Seite noch erhalten bleibt. Zuletzt sei die Höhle nur noch als schmaler Spalt nachzuweisen. Was den Vergleich dieser Vorgänge mit der Muskelbildung am Rumpfe betrifft, so sagt Oppel: »Wollte ich einen Vergleich zwischen der Bildung der Rumpfmuskulatur aus Myotomen und den Augenmuskeln aus der aus dem ersten Kopfsomiten entstandenen Kopfhöhle ziehen, so würde ich die dem Auge anliegende Seite auf Grund meiner Beobachtungen mit der lateralen Seite des Myotoms identificiren.« Über die weitere Entwicklung der Muskulatur, insbesondere über das sekundäre Auswachsen der Muskelanlagen gegen den Bulbus sowie gegen die Eintrittsstelle des N. opticus hin, macht Oppel keine Angaben. Eben so fehlen solche über die Lage des N. oculomotorius und seiner Zweige in Bezug auf die erste Kopfhöhle und ihre Derivate.

Meine Beobachtungen an Lacerta lassen sich eher mit den Angaben von C. K. Hoffmann (96) und von Miss Julia Platt (91) über Acanthias, als mit denjenigen von Oppel über Anguis fragilis in Einklang setzen. Nach diesen beiden Autoren soll hauptsächlich die untere und die obere, d. h. die dorsale und die ventrale Wand der ersten Kopfhöhle Muskelfasern liefern, während die mediale, sowie auch die laterale Wand unbetheiligt bleiben. Man kann sagen, dass dies auch bei Lacerta zutrifft. Sehen wir zu, wie sich die erste Kopfhöhle bei einem Embryo von Lacerta viridis verhält, bei welchem die Bildung der Muskulatur von den Wandungen aus begonnen hat.

Bildung einer dorsalen und ventralen Muskelanlage bei Lacerta.

Die Zahl der Urwirbel ist wegen der starken Krümmung des Embryos nicht zu bestimmen; ich hebe zur Charakterisirung des Stadiums hervor, dass drei Kiemenspalten vorhanden sind, und dass man in drei Kiemenbogen vollständig ausgebildete Aortenbogen antrifft. In den Kiemenbogen sieht man die Anlage der von Kopfnerven innervirten Muskulatur in der später eingehend zu schildernden Lage zu Aortenbogen und zu Kopfnerven. Die ektodermale Anlage der Hypophysis ist von ihrem Mutterboden noch nicht abgeschnürt. Die ventralen Fortsätze des zweiten bis fünften Myotoms sind nicht mehr in Zusammenhang mit den Myotomen und bilden durch ihre Verschmelzung einen Strang, welcher bis in die Gegend des Hyoidbogens reicht. —

Es fehlt der Verbindungsstrang zwischen den Kopfhöhlen bis auf geringe Reste. Dagegen ist in diesem Stadium die von den Wandungen der Kopfhöhle ausgehende Bildung von Muskulatur schon ziemlich weit gediehen. Von Rückbildung betroffen ist außer dem Verbindungsstrang zwischen den beiden Kopfhöhlen auch das vorderste Ende der Chorda dorsalis, das sich nicht so weit nach vorn erstreckt wie bei dem Embryo, welcher der Fig. 28 zu Grunde liegt. Was die Lage der Arterien in Bezug auf die Kopfhöhle anbelangt, so liegt beiderseits von der Medianlinie eine Arterie zwischen dem »Stiel« der Kopfhöhle (Oppel) (den Resten des Verbindungsstranges) und dem recht breiten Hypophysisbläschen; sie theilt sich in einen Ast, welcher zwischen Hirnwand und oberem Umfang der Kopfhöhle nach vorn verläuft, und einen zweiten Ast, der lateral von der ektodermalen Hypophysisanlage nach vorn geht. Die beiderseitigen Stämme stehen durch eine caudal von der Hypophysisanlage

verlaufende Queranastomose in Verbindung. Die Hauptstämme stellen die Carotis interna dar. Lateralwärts erst kommen wir auf die Carotis externa, welche um den lateralen und ventralen Umfang der hier mächtig entwickelten Kopfhöhle dorsalwärts zieht. Über dem Stamm der A. carotis externa liegt die V. jugularis und zwischen beiden schiebt sich die Anlage des M. rectus externus ein, die nach vorn gegen den caudalen und lateralen Umfang der Augenblase auswächst. Sie stellt einen Strang von ziemlich dicht zusammengedrängten Zellen dar, welcher sich deutlich von den umgebenden Mesodermzellen abhebt. Der N. abducens tritt von hinten her an die Muskelanlage heran und senkt sich in ihren lateralen Umfang ein. Das auswachsende Ende der Anlage zeichnet sich durch eine lebhafte Proliferation der Zellen und, wie es mir scheinen will, auch durch eine stärkere Färbbarkeit ihrer Kerne aus; Eigenthümlichkeiten, die alle auswachsenden Muskelanlagen auszeichnen. Der N. oculomotorius entspringt nahe an der Medianlinie mit 4—5 Wurzelfasern, zwischen denen ziemlich zahlreiche Zellen liegen. Letztere sind von C. K. Hoffmann (88) als Ganglienzellen bezeichnet worden; in wie weit dies zutrifft vermag ich nicht zu unterscheiden, später fehlen die Zellen gänzlich. Der N. oculomotorius verläuft ventral- und lateralwärts und lässt sich, medial vom Trigeminus gelegen, bis zum Ganglion ciliare, welches dem hinteren Umfang der Kopfhöhle anliegt, verfolgen. Die später nachzuweisende Theilung in einen dorsalen und ventralen (oder einen oberen und unteren) Ast fehlt oder ist wenigstens noch nicht nachzuweisen. Sehr deutlich ist die Trigeminuswurzel des Ganglion ciliare; letzteres weist 7—8 Zellkerne im Durchmesser auf und liegt der hinteren und äußeren Wandung der Kopfhöhle unmittelbar an. Der obere Ast des Trigeminus verläuft über der dorsalen Wandung der Kopfhöhle nach vorn; zahlreiche Zellen sind ihm eingelagert; der Ramus infraorbitalis geht ventral von der Kopfhöhle nach vorn.

Die Bildung der Muskulatur aus den Wandungen der Kopfhöhle wird durch die Figg. 29 *a—d* veranschaulicht. Sie geht von ganz bestimmten Stellen der Wandung aus. Das sind hauptsächlich der dorsale und der ventrale Umfang, während die laterale und die dem Augenbecher zugekehrte antero-mediale Wandung keinen Antheil an der Muskelbildung nehmen. Zweitens findet die Bildung von Muskelzellen in derselben Weise statt wie z. B. auch an der Splanchnopleura, durch Abgabe von Zellen von der betreffenden Stelle der Kopfhöhlenwandung; doch verlieren sich diese Zellen nicht

sofort im umgebenden Bindegewebe, sondern bilden eine Masse, die als einheitliche Anlage, in ähnlicher Weise wie eine Muskelknospe, auswächst. Drittens geht mit der Bildung von Muskelzellen auch eine Ausbuchtung, resp. eine Faltung der Wandung einher, die allerdings bei Lacerta nur in geringer Ausbildung, aber doch deutlich nachzuweisen ist und die mit den von C. K. Hoffmann (97) bei Selachiern beschriebenen Vorgängen gewiss identisch ist. Diese Ausbuchtungen kommen sowohl an der dorsalen als auch an der ventralen Wandung der Kopfhöhle vor.

Bildung der Oculomotoriusmuskulatur, erläutert an den Fig. 29 *a*—*d*.

Fig. 29*a* stellt einen ziemlich weit medianwärts liegenden Abschnitt der Kopfhöhle dar; die Verbindung mit der anderseitigen Kopfhöhle ist bis auf wenige Schnitte geschwunden. Zwischen dem »Stiel« der Kopfhöhle (k_1) und dem Gehirn sieht man die Carotis interna (*C.i*), welche im Begriff ist, sich in einen dorsalen und ventralen Ast zu theilen. Der Stiel der Kopfhöhle (k_1) ist entsprechend seiner Verlaufsrichtung nicht quer, sondern schräg getroffen, man beachte das kleine Lumen und den ventralwärts gegen die Rathke'sche Tasche gerichteten Fortsatz der Wandung. Man hat es auf diesem Schnitte noch nicht mit der Bildung von Muskulatur zu thun, sondern dieser Theil des »Stiels« ist bereits der Rückbildung anheimgefallen, welche andere Theile des Verbindungsstranges zwischen den beiden Kopfhöhlen schon in höherem Maße betroffen hat. Die Verbindung mit dem Entoderm ist gänzlich verschwunden. — Die Fig. 29*b* stellt einen weiter lateralwärts gelegenen Schnitt der Serie dar; das Lumen der Kopfhöhle (k_1) ist größer, das Epithel der Wandung höher als auf dem Schnitt der Fig. 29*a*. An einer Stelle der dorsalen, dem Gehirnrohr anliegenden Wandung (*d.a*) sehen wir eine Proliferation von Zellen, welche eine Verdickung der Wandung an dieser Stelle bewirken. Eine Ausbuchtung der Wand ist nicht nachzuweisen, dagegen auf weiter lateral gelegenen Schnitten drei Ausbuchtungen, von denen zwei am dorsalen (D_1 und D_2 auf Fig. 29*c* und 29*d*) und eine am ventralen Umfang der Kopfhöhlenwandung (Fig. 29*d V*) gelegen sind. Ich gebrauche den Ausdruck »Ausbuchtungen«, um das thatsächliche Verhältnis zu kennzeichnen, doch halte ich es auch für möglich, dass eine Zusammenlagerung der Wandungen in beschränkter Ausdehnung, also ein Faltungsprocess stattfindet. Von den drei Ausbuchtungen hängen gewiss zwei mit der Bildung von Muskelanlagen zusammen, nämlich die beiden auf

Fig. 29*d* dargestellten, während ich es von der einen auf Fig. 29*c* dargestellten dorsalen Ausbuchtung nicht sicher behaupten kann. Sehr deutlich erkennt man den Austritt der Muskelzellen auf Fig. 29*d* (D_2); sie zeichnen sich den anderen Mesodermzellen gegenüber durch ihre dunklere Färbung und durch die geringe Entwicklung von Fortsätzen aus. Die abgegebenen Muskelzellen liegen der Wandung der ersten Kopfhöhle noch eng an, und zwar ist die Grenze des Epithels hier nicht deutlich, indem die Epithelzellen mit den Muskelzellen zu verschmelzen scheinen. Jedenfalls besteht zwischen beiden auf diesem Stadium noch ein inniger Zusammenhang. Ähnliches ist an der ventralen Wand der Kopfhöhle zu konstatiren, medianwärts von dem in Fig. 29*d* abgebildeten Schnitte, zwischen letzterem und dem Schnitt, welcher der Fig. 29*c* zu Grunde liegt.

Angaben von C. K. Hoffmann über Acanthias.

Das Geschilderte stimmt recht gut zu den Angaben von C. K. Hoffmann (96, pag. 261) über Acanthias: »Bei Embryonen von 16 mm Länge zeigt die Unterwand des ersten palingenetischen Somiten (vgl. Fig. 34 auf Hoffmann's Taf. IV) einen Einschnitt, wodurch so zu sagen zwei Fortsätze entstehen; aus dem hinteren dieser beiden Fortsätze entwickelt sich der M. obliquus inferior, aus dem vorderen der M. rectus inferior, während aus dem dorsalen Theil des ersten präoralen (= ersten palingenetischen Somiten von Hoffmann) der M. rectus internus und der M. rectus superior sich entwickeln . . . der M. obliquus inferior entwickelt sich von allen Muskeln, welche durch den N. oculomotorius innervirt werden, am frühesten (pag. 262). . . . Bei Embryonen von 22 mm Länge ist das Lumen in den Fortsätzen, aus denen die geraden Augenmuskeln entstehen, noch ziemlich groß, und in dem übrigen Theil der Kopfhöhle, aus der keine Muskeln hervorgehen, ist es noch sehr weit.« Es entsteht nach C. K. Hoffmann die Oculomotoriusmuskulatur in ähnlicher Weise wie die Muskulatur des Rumpfes durch das Auswachsen oder durch die Ausstülpung bestimmter Abschnitte der epithelialen Wandung eines Hohlraums, welcher mit den in den Myotomen gegebenen Abschnitten des Cöloms zu vergleichen wäre. Bei Acanthias lassen sich innerhalb dieser dorsal und ventral von der Kopfhöhlenwandung ausgehenden Auswüchse Hohlräume darstellen. — Man wird sofort die Übereinstimmung mit dem oben für Lacerta geschilderten Entwicklungsmodus erkennen, wenngleich die ursprünglichen Verhältnisse von Acanthias sich hier stark verändert haben. Auch bei Lacerta

finden sich Ausbuchtungen der Wand, denen eine bedeutendere Rolle bei der Bildung der Muskulatur wohl nicht zuzuschreiben ist; auch fehlt in den Muskelanlagen selbst jede Spur einer Höhlenbildung.

Weitere Ausbildung der Oculomotoriusmuskulatur.

Fragen wir nun, in welcher Weise die dorsale und die ventrale Muskelanlage sich weiter entwickeln und was aus denjenigen Theilen der Kopfhöhlenwandung wird, die nicht zur Bildung der Muskulatur beitragen. Da sehen wir zunächst an einem etwas älteren Embryo, den ich quer zum Ansatz der vorderen Extremität geschnitten habe, dass die beiden Muskelanlagen viel voluminöser sind, sich zum Theil von der Wandung der Kopfhöhle losgelöst haben und selbständig auszuwachsen anfangen. Das Lumen der Kopfhöhle ist bedeutend kleiner als auf dem vorhin besprochenen Stadium, doch ist das Epithel an denjenigen Partien der Wandung, welche nicht zur Muskelbildung beitragen, in Form von kubischen Zellen noch gut erhalten, während an jenen Stellen, von denen die Muskelbildung ausgeht, kein Epithel mehr zu erkennen ist. Schon Oppel hat die gleiche Beobachtung gemacht (91, pag. 618 und Fig. 8 und 9). Die Muskelanlagen wachsen dorsal- und ventralwärts vom Bulbus nach vorn und lateralwärts aus. Die ventrale Anlage ist auf diesem Stadium am weitesten ausgewachsen und lässt an ihrem Ende eine Zweitheilung erkennen, die ich mit den zwei unteren Anlagen von C. K. Hoffmann vergleichen möchte, aus denen der M. obliquus inferior und der M. rectus inferior hervorgehen. Beide Theile der ventralen Anlage hängen gegen ihren Ausgangspunkt von der Wandung der Kopfhöhle eine Strecke weit mit einander zusammen. Die dorsale Anlage ist noch nicht beträchtlich ausgewachsen, doch zeigt die Zahl ihrer Zellen eine beträchtliche Zunahme. Sämmtliche Anlagen zeichnen sich vor den Zellen des umgebenden Mesoderms durch die dichtere Zusammenlagerung und durch die stärkere Färbbarkeit ihrer Zellkerne aus. Diese Eigenschaften kommen auf späteren Stadien bloß den Spitzen der auswachsenden Muskelanlagen zu. — An die hintere Wand der Kopfhöhle lagert sich der N. oculomotorius an; hier liegt auch das Ganglion ciliare, dessen Wurzeln aus dem Oculomotorius wie aus dem Trigeminus deutlich zu verfolgen sind. Es ist schwer zu sagen, ob in diesem Stadium bereits eine Theilung des Oculomotorius in einen dorsalen und einen ventralen Ast stattfindet, doch bin ich geneigt die Theilung anzunehmen, jedenfalls geht ein Ast zur ventralen

Muskelanlage. Ich habe darauf verzichten müssen, das Verhältnis der Gefäße zu der Kopfhöhle und zu den Muskelanlagen festzustellen; doch erkennt man, dass von einem lateral von dem Hypophysisbläschen liegenden größeren Stamm eine von ventralwärts herkommende Arterie sich um den medialen Umfang der ventralen Muskelanlage herum schlingt, um in dem Raum zwischen der dorsalen und der ventralen Anlage gegen den Bulbus hin zu ziehen. Wir haben es mit der Arteria carotis interna und der Arteria ophthalmica zu thun. Die Anlage des M. rectus externus ist auf diesem Stadium schon ziemlich groß und liegt zum Theil caudalwärts, zum Theil lateralwärts von der ventralen Muskelanlage. Die Anlage des M. rectus externus besteht aus zwei Abschnitten, einem hinteren, der parallel mit der Medianlinie verläuft, und einem vorderen, der lateralwärts abweicht. Die beiden Abschnitte gehen in einen lateralwärts offenen Winkel in einander über.

Es liegen also in diesem Stadium Befunde vor, die sich an die ausgebildeten Zustände der Oculomotoriusmuskulatur ohne Weiteres anschließen lassen. Aus der dorsalen Anlage entsteht der M. rectus superior, aus der ventralen Anlage der M. rectus inferior, der M. rectus internus und der M. obliquus inferior. Der N. oculomotorius theilt sich wie beim erwachsenen Thier in einen oberen und einen unteren Ast. Bedingt wird diese Theilung ohne Zweifel durch die frühe Ausbildung einer dorsalen und ventralen, in größeren Abständen von einander aus der Wandung der Kopfhöhle ihren Ursprung nehmenden Muskelanlage. Beide Äste treten an die äußere dem N. opticus und dem Bulbus später abgewandte Fläche der Muskelanlagen heran.

An einer Sagittalschnittserie, an welcher die Rückbildung der ersten Kopfhöhle schon ziemlich bedeutende Fortschritte gemacht hat, sehen wir, dass die Muskelanlagen in beträchtlicher Ausdehnung ausgewachsen sind. Ich gebe auf Fig. 30 einen Sagittalschnitt durch die laterale Portion der Kopfhöhle wieder, an welcher man die Rückbildung der Wand erkennen kann. Das Lumen der Kopfhöhle ist zum Theil erhalten, zum Theil durch eine Masse von außen her eingewucherter Mesenchymzellen (*M.z*) ausgefüllt. Das Epithel ist in nicht geringer Ausdehnung erhalten, dagegen erkennt man, dass die einzelnen Zellen nicht mehr normales Verhalten aufweisen; besonders sind die Zellkerne sehr stark gefärbt, und die Zellen haben ein glasiges Aus-

Schicksal der nicht zur Muskelbildung beitragenden Theile der Kopfhöhlenwandung.

sehen. Die Anlage des M. rectus inferior (*rect.inf*) hängt ein Stück weit mit dem Epithel der Kopfhöhle zusammen und ist beträchtlich gegen den Augenbecher hin vorgewachsen. Medianwärts ist das Lumen der Kopfhöhle fast ganz durch die eindringenden Mesodermzellen ausgefüllt. Das Epithel, welches keinen Hohlraum mehr begrenzt, verschwindet später gänzlich; doch sind manchmal in Stadien, wo die Muskelbildung schon sehr weit fortgeschritten ist, noch Reihen von Epithelzellen anzutreffen, die durch ihre regelmäßige Anordnung und durch ihre stärkere Färbung als Reste der Kopfhöhlenwandung zu erkennen sind. Ich finde dieselben noch bei einem Embryo, dessen Augenmuskulatur schon eine deutliche Querstreifung aufweist.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Kopfhöhle fast ausschließlich Muskulatur liefert. Freilich wäre zunächst die Möglichkeit nicht auszuschließen, dass einzelne Stützzellen sich aus jenen Theilen der Wandung entwickeln, welche nicht zur Muskelbildung verbraucht werden. Aber von einem wesentlichen Beitrage zu den die Kopfhöhle umgebenden Gewebe kann nicht die Rede sein. Vielmehr sind es gerade diese Zellen, welche durch Einwuchern in das Lumen der Kopfhöhle letztere zum Schwinden bringen.

Sekundäres Auswachsen der Muskelanlagen gegen »Ursprung« und »Ansatz«.

Ich habe mir viel Mühe gegeben durch Anfertigung von Kombinationszeichnungen die Ausbildung der Oculomotoriusmuskulatur zu verfolgen. Es ist dies jedoch auf späteren Stadien außerordentlich schwer, um so mehr, als die Bilder durch die Entwicklung der mächtigen Retraktorenmuskulatur (Abducensmuskulatur) komplicirt werden. Nur so viel habe ich feststellen können, dass sich die dorsale Muskelanlage mindestens in zwei Theile spaltet, an welche der obere Ast des Oculomotorius herantritt — es stellen dieselben die Anlage des M. rectus superior, vielleicht auch eines Theiles des M. rectus internus dar, während aus der ventralen ursprünglich einheitlichen Anlage der M. rectus inferior und obliquus inferior hervorgehen. — Was auf der anderen Seite das Auswachsen der Muskelanlagen gegen ihre spätere Ursprungsstelle am Grunde der Orbita anbelangt, so ist zu bemerken, dass bei dem zur Zeit der Muskelbildung schon ziemlich hochgradigen Schwunde des »Stieles« der Kopfhöhle eine Bildung von Muskulatur an demselben so gut wie ausgeschlossen erscheint. Die Verbindung der Muskelanlagen mit demjenigen Theile der Orbita, von welchem sie später entspringen,

wird lediglich durch sekundäres Auswachsen der Anlagen gegen diesen Punkt hin erlangt. Und zwar fängt dieses Wachsthum erst zu einer Zeit an, wo die Muskelanlagen fast bis an den Augenbecher heranreichen — also relativ spät.

Entwicklung des M. rectus externus.

Angaben von Oppel über die Entwicklung des M. rectus ext. bei Anguis fragilis.

Über die Entstehung des M. rectus externus sagt Oppel (91, pag. 619): »Man findet eine Strecke weit vor dem Gehörgrübchen, etwa in der Höhe des aus der Ganglienleiste noch nicht deutlich differenzirten Trigeminus eine wenig deutliche Anhäufung der Mesodermzellen, zu beiden Seiten des Hinterhirns. Zu dieser Zeit ist in der Anlage der Kopfhöhle schon ein Lumen vorhanden, später (Fig. 10 s_3 von Oppel) werden die Verhältnisse klar; es findet sich eine Stelle im Mesoderm, an welcher die Zellen die eigenthümliche Anordnung zeigen, welche den Somiten charakterisirt: radiär gestellte Zellen in dichter Anordnung um einen kleinen Hohlraum. Die Zellen enthalten viel, sich mit Eosin tingirendes Protoplasma und lassen nur kleine Lücken zwischen sich. Dies macht den Somiten schon bei schwacher Vergrößerung an mit Hämatoxylin-Eosin gefärbten Präparaten als dunkler tingirte Stelle kenntlich, ... der Somit liegt in diesem Stadium wenig caudalwärts hinter dem Ursprung des N. trigeminus und seines Ganglions aus dem Gehirn, etwas ventral und medianwärts von dem Trigeminusganglion. Der Somit liegt ganz isolirt in lockerem Gewebe ohne einen wahrnehmbaren, ihn mit der Mitte verbindenden Stiel. Dieser Somit erscheint später als der erste. Im folgenden Stadium finde ich an Stelle des Somiten nur mehr die Mesodermmasse, welche die früheren Beobachter beschrieben haben. Über das weitere Schicksal dieses Gebildes habe ich den Schilderungen van Wijhe's und Hoffmann's nur wenig hinzuzufügen. Indem die Zellmasse cranialwärts wächst, nimmt sie an Umfang zu. In Serie 15 hat dieselbe das vordere Ende der Anlage des Trigeminusganglions weit überholt und kommt nahe an die Kopfhöhle heran. In späteren Stadien ändert die Zellmasse ihre Wachsthumsrichtung etwas nach der lateralen Seite, um als M. rectus externus mit dem Auge in Verbindung zu treten.«

C. K. Hoffmann (96, pag. 268) sagt von der Umbildung der dritten Kopfhöhle (sein dritter palingenetischer Somit) bei Acanthias:

»Bei Embryonen von 22 mm Länge beginnt die Somitenhöhle allmählich mehr und mehr zu verschwinden, alle Zellen bilden sich in spindelförmige Muskelfasern um, nur in dem medialen Theil der vorderen Partie ist eine Höhle vorhanden, sonst ist sie überall verschwunden. Das genannte Somit ist jetzt von hinten nach vorn und außen gerichtet, seine laterale Seite kreuzt den unteren Theil des zweiten palingenetischen Somites. Mit seinem vorderen Ende hat es jetzt schon den hinteren Theil der Augenblase erreicht und dort, wo es das zweite palingenetische Somit kreuzt, ragt es mit seiner vorderen Spitze noch etwas weiter nach vorn, als das zweite Somit. Bei Embryonen von 24—25 mm Länge haben sich die Wände des dritten Somiten vollständig in embryonale Muskelfasern umgewandelt, aus ihnen ist der M. rectus externus entstanden, der von innen nach oben und außen verläuft und medianwärts vom Trigeminus längs der Hinterwand des Auges nach vorn und außen wächst.«

Angaben von C. K. Hoffmann über Acanthias.

Die Anlage des M. rectus externus, oder sagen wir der Abducensmuskulatur (denn es handelt sich auch um den bei Lacerta mächtig entwickelten M. retractor bulbi), ist in etwas späteren Entwicklungsstadien, besonders auf Sagittalschnitten, unschwer aufzufinden als eine Zellmasse, die medianwärts von dem Ganglion trigemini gelegen nach vorn und lateralwärts verläuft. Bei ihrem Auswachsen nach vorn liegt sie zunächst der hinteren und lateralen Wand der ersten Kopfhöhle in einiger Entfernung an; zwischen beiden ist das Ganglion ciliare gelegen. — Recht schwer ist es die Anlage auf jüngeren Stadien zu finden. Die Beschreibung von Oppel trifft für Lacerta vollständig zu. Ich sehe bei einem Embryo von Lacerta viridis mit 15—16 Urwirbeln, bei welchem die erste Kopfhöhle ein deutliches Lumen aufweist, die Anlage der Abducensmuskulatur caudal und etwas dorsal von der ersten Kopfhöhle in Gestalt eines Zellhaufens, welcher der Carotis interna lateralwärts eng angelagert ist. Ein Lumen lässt sich nicht nachweisen, doch ist leicht zu erkennen, dass die Zellen sich als epitheliale Elemente um einen centralen Punkt gruppiren. An anderen Serien ist eine ganz kleine Höhle vorhanden, um welche sich die Zellen anordnen. Das Bild entspricht genau der Oppel'schen Fig. 10, so dass ich von der Wiedergabe einer diesbezüglichen Figur wohl absehen darf. Die Anlage unterscheidet sich von den umliegenden Stützzellen haupt-

Befunde bei Lacerta.

sächlich durch die radiäre Stellung ihrer Zellen. Auch die Lage des Gebildes wird in der OPPEL'schen Abbildung ganz richtig wiedergegeben; sie liegt auf diesem Stadium etwas caudal und medial von dem Trigeminusganglion. Das Auswachsen der Anlage gegen die Augenblase hin hat noch nicht begonnen. — Es gelang mir in diesem Stadium nicht die Anlage des N. abducens aufzufinden oder festzustellen, wann er mit der Muskelanlage in Verbindung tritt. Das Auswachsen nach vorn und lateralwärts geht zunächst in der Weise vor sich, dass die Spitze der Zellmasse, die aus dicht zusammengedrängten Zellen, nach Art einer Muskelknospe besteht, zunächst parallel mit der Medianebene vorwächst, um in einiger Entfernung lateralwärts abzubiegen und an den Bulbus zu gelangen. Sehr schön sieht man diese Eigenthümlichkeit an Serien, die parallel mit der Rautengrube geschnitten sind, und zwar ungefähr zu einer Zeit, wo die dorsale und ventrale Muskelanlage sich von der Wandung der ersten Kopfhöhle losgelöst haben und in welcher die durch Fig. 30 veranschaulichten Rückbildungsvorgänge an der Wandung der ersten Kopfhöhle Platz greifen. Bemerkenswerth ist die schon frühzeitig erlangte beträchtliche Größe der aus der dritten Kopfhöhle hervorgehenden Muskelanlage; sie ist stärker als die dorsale oder ventrale Anlage, die aus der ersten Kopfhöhle hervorgehen. Zur Zeit, wo der N. abducens nachgewiesen werden kann, geht er sehr weit caudalwärts an den oberen und lateralen Umfang der Muskelanlage heran und ist eine Strecke weit innerhalb der Muskelanlage zu verfolgen. Diese Verbindung von Nerv und Muskelanlage ist aber erst zu einer Zeit nachzuweisen, wo die letztere in beträchtlicher Ausdehnung ausgewachsen ist. Das sekundäre Auswachsen der Anlage in caudaler Richtung ist jedenfalls nicht so beträchtlich, wie bei den aus der Wandung der ersten Kopfhöhle stammenden Muskelanlagen. Ein solches Auswachsen findet bei manchen Thieren, die einen Retractor bulbi besitzen, noch in relativ später Zeit statt, so z. B. bei Salamandra atra noch während der Metamorphose. Untersuchen wir einen Embryo von Lacerta viridis, bei welchem die Augenmuskulatur sich bis zur Verbindung mit dem Bulbus einerseits und zu ihrem Ursprung in der Nähe der Eintrittsstelle des N. opticus andererseits erstreckt, so sehen wir (Länge des Embryos = 10 mm in der Geraden gemessen), dass sich die Abducensmuskulatur zum Theil bis zu einer

Sekundäres Auswachsen der Anlage des M. rectus externus in caudaler Richtung.

Stelle verfolgen lässt, die 720 μ caudalwärts von der Eintrittsstelle des N. opticus in die Orbita gelegen ist. Von dieser Muskelmasse bildet der M. rectus externus einen sehr wesentlichen Theil, er liegt zunächst lateral von der Hypophysis, zwischen der letzteren und den Trabekeln, und verläuft dann innerhalb des Primordialcraniums, bis zu der Stelle, wo in diesem Stadium das vordere Ende der Chorda dorsalis nachzuweisen ist. Hier sind nur noch einzelne Muskelfasern zu erkennen, die mit ihren Ursprüngen die Medianlinie fast erreichen. Die hintere Partie dieser Muskelmasse liegt also zwischen Gehirn und knorpliger Schädelbasis.

Bei einem fast reifen Embryo von Lacerta vivipara setzt sich die Abducensmuskelmasse nach hinten hin theilweise an die Trabekeln, theilweise zwischen Hypophysis und Trabekeln medianwärts verlaufend an die Knochenplatte fest, welche die Hypophysis von der Mundhöhle trennt. — Man hat also für die Muskulatur, die bei Lacerta von dem N. abducens versorgt wird, zwei Ursprünge zu unterscheiden; ein hinterer, aus dem der größte Theil des M. retractor bulbi hervorgeht und ein vorderer, der den M. rectus externus entspringen lässt. Es ist mir nicht gelungen, die Verzweigung des N. abducens in diesen beiden Muskelmassen genauer festzustellen; bei dem erwähnten Embryo von Lacerta vivipara tritt der Nerv ungefähr in der Mitte der Muskelanlage in dieselbe ein, um sich dann mit einem nach hinten und einem nach vorn verlaufenden Zweige in derselben zu verbreiten.

Augenmuskelkanal.

Das sekundäre Auswachsen der Abducensmuskulatur in caudaler Richtung findet sich bei vielen Thieren, denen ein M. retractor bulbi zukommt. Zur Aufnahme der Muskulatur dient der bei manchen Teleostiern und Ganoiden ausgebildete Augenmuskelkanal. Derselbe entwickelt sich, wie Allis (97, pag. 505) für Amia angiebt und wie ich für Leuciscus rutilus bestätigen kann, erst ziemlich spät. Wahrscheinlich hängt dies mit der Ausbildung des M. rectus externus zusammen. — Bei Leuciscus rutilus erstreckt sich in späteren Stadien (Fischlein von 15 mm Länge) die vom N. abducens innervirte Muskulatur weit über die Hypophysis caudalwärts hinaus; die Muskelmasse ist in der Höhe der Hypophysis innerhalb der Schädelhöhle gelagert, weiter caudalwärts dagegen in einem Kanale, der durch die knorplige Schädelbasis und das Präsphenoid gebildet wird. Bei einem jüngeren Stadium (9 mm) reicht die Muskelanlage bloß bis zur Höhe der Hypophysis. Ein ähnliches Verhalten findet sich

auch bei Urodelen. Dass dieses Auswachsen der Abducensmuskulatur ein sekundärer und relativ spät auftretender Vorgang ist, geht auch daraus hervor, dass der N. abducens in frühen Stadien in die hintere Partie der Muskelanlage eintritt, während er später die lang ausgedehnte Muskulatur ungefähr in ihrer Mitte erreicht.

Die Entwicklung des M. obliquus superior kann nicht gesondert von der Besprechung der Kiemenbogenmuskulatur geschildert werden, indem derselbe sich von einer dorsal auswachsenden Partie der Trigeminusmuskelanlage ableitet.

Über die von echten Kopfnerven innervirte Kiemenbogenmuskulatur.

Es folgt die Schilderung der in den Kiemenbogen eingeschlossenen Mesodermmassen, die zuerst von Balfour bei Selachiern als Kiemenbogencölom beschrieben wurden. Die Schwierigkeiten, welche das Material bot, sind gerade hier am größten. Es ist mir bloß gelungen, die Umbildung der Trigeminusmuskelanlage zu verfolgen und Einiges über die Facialismuskelanlage festzustellen; wohl waren im dritten und vierten Bogen Muskelanlagen zu erkennen, aber ihr geringer Umfang und ihre undeutliche Abgrenzung von dem Stützgewebe des Kiemenbogens machte ihre weitere Verfolgung unmöglich.

Untersuchen wir einen Embryo von Lacerta viridis, bei welchem sich die dorsalen und ventralen, von der ersten Kopfhöhle ausgehenden Muskelanlagen noch nicht von ihrem Mutterboden getrennt haben, so sehen wir (an Serien, die parallel mit der Rautengrube geschnitten sind, also die Kiemenbogen mehr oder weniger quer treffen) in den einzelnen Kiemenbogen Zellmassen, die, central gelegen, sich durch die dichte Zusammenlegung und auch durch die stärkere Färbung ihrer Elemente sehr deutlich von den umgebenden Stützzellen unterscheiden. Die Unterscheidung wird dann erst weniger leicht, wenn sich die Zellmassen in Muskulatur umzuwandeln beginnen. Auf dem vorliegenden Stadium sehe ich solche Zellmassen in drei Kiemenbogen.

Fragen wir uns nun, wie sich diese Anlagen auf mittleren Entwicklungsstadien verhalten in Bezug auf ihre Ausbildung und ihre Lage zu den Kiemenbogengefäßen und Nerven, zweitens wann sie auftreten und drittens welche Umwandlungen sie eingehen.

Man wird am raschesten die Verhältnisse überblicken bei Betrachtung der combinirten Fig. 40. Es sind darauf vier im Inneren der Kiemenbogen liegende Zellmassen dargestellt, sowie ihre Nerven, so weit sich letztere mit Sicherheit verfolgen lassen. Die Anlage des M. rectus externus ist weggelassen, eben so fehlen auch die aus der ersten Kopfhöhle hervorgehenden Muskelanlagen. Von den vier in den Kiemenbogen liegenden Massen (*tr.m*, *fac.m*, *gl.m*, *v.ac.m*) ist die vorderste weitaus die größte, reicht auch weiter dorsalwärts als die folgenden. Sie tritt in Beziehung zum dritten Ast des Trigeminus, welcher über ihren lateralen Umfang nach abwärts geht und weiter ventralwärts vor die Anlage zu liegen kommt. Letztere erscheint auf Querschnitten ventralwärts abgerundet, während sie dorsalwärts breit ist. Diese Eigenthümlichkeiten finden sich bei allen drei Anlagen; ferner sind dieselben ventralwärts scharf begrenzt, während sie dorsalwärts allmählich in das umliegende Gewebe übergehen. Am breitesten stellt sich dorsalwärts die Anlage der Trigeminusmuskulatur (*tr.m*) dar (die Bezeichnung ist in so fern nicht ganz zutreffend, als auch der M. obliquus superior aus derselben entsteht) und in Folge der dorsalwärts stärker werdenden Auflockerung der Zellen ist eine scharfe Grenze nicht anzugeben. Schon jetzt ist die dorsale Partie der Anlage an ihrem rostralen Ende gegen den Augenbecher hin dorsalwärts ausgewachsen. Dieser Auswuchs liegt zunächst oberflächlich zur ersten Kopfhöhle und zu der aus letzterer hervorgehenden Muskulatur. Man bemerkt dieses Verhalten der Trigeminusanlage noch besser auf der kombinirten Fig. 33 aus einem späteren Stadium, hier zieht sich über den Ramus supraorbitalis (V_1) des Trigeminus eine Masse (*m.obl.s*) dorsalwärts, welche an ihrem Ende ganz das Aussehen einer auswachsenden Muskelanlage besitzt, und aus welcher thatsächlich der M. obliquus superior hervorgeht.

Fig. 40.

Die zweite Muskelanlage, zum Facialisbogen (*fac.m* Fig. 40) gehörig, zeigt eine geringere Entfaltung. Sie zieht sich dorsalwärts breit aus und lässt eben so wie die Trigeminusmuskelanlage eine scharfe obere Grenze vermissen. Auch hier tritt der Nerv lateral an die Anlage heran; er ist in größerer Ausdehnung zu sehen als der Trigeminus, welcher von der Muskelmasse zum Theil schon umwachsen wird. Von den folgenden Anlagen im dritten und vierten Bogen ist das Gleiche zu sagen, sie sind dorsal breiter als ventral und sind bedeutend kleiner als die Massen im ersten und zweiten Bogen.

Untersuchen wir nun Serien, bei denen die Anlagen der Trigeminus- und Facialismuskulatur in größerer Ausdehnung getroffen sind. Es ist allerdings bei dem schiefen Verlauf, besonders der Trigeminusmuskelanlage, nicht möglich, ganz befriedigende Längsschnitte durch dieselbe zu erhalten, so dass man das Bild aus mehreren Schnitten kombiniren muss. Auf diese Weise sind die Fig. 34 und 35 gewonnen worden. Auf Fig. 34 sehen wir den Ursprung des N. trigeminus und die Zellen des Ganglion Gasseri (*Gangl. V*), die fast bis an das Hirnrohr heranreichen. Der Nerv lässt sich ziemlich weit ventralwärts verfolgen (V_3) und zwar liegt er lateralwärts von der Muskelanlage (*tr.m*). Letztere zeigt dorsalwärts keine scharfe Grenze, sondern es gehen ihre Zellen allmählich in die übrigen Mesodermzellen an dieser Stelle über. Sehr scharf sind dagegen die anderen Grenzen der Muskelanlage; nicht bloß an der Spitze derselben, sondern auch an ihren Seiten stehen die Zellen sehr dicht zusammen und unterscheiden sich dadurch deutlich von den umgebenden Mesodermzellen. Die Muskelanlage reicht dorsalwärts ziemlich weit empor und zieht sich rostralwärts in eine Zellmasse aus, welche dorsal über den Bulbus auswächst (*M.obl.s*) (Anlage des M. obliquus superior). Diese Zellmasse ist auf dem vorliegenden Stadium noch mit ihrem Mutterboden in Zusammenhang, später löst sie sich ab, und ist dann in Verbindung mit dem N. trochlearis nachzuweisen. Auf Fig. 34 sieht man außerdem die Anlage des M. rectus externus (*M.r.e*) auf dem Querschnitte als eine Zellmasse, welche gegen die umliegenden Zellen scharf abgegrenzt, median von der dorsalen, undeutlich werdenden Partie der Trigeminusmuskelanlage gelegen ist.

Auf Fig. 35 ist ein Schnitt durch die Anlage des N. facialis (*VII*) und der Facialismuskulatur (*fac.m*) abgebildet. Auch das Ganglion acusticum (*Gangl. VIII*) ist auf dem Schnitte zu sehen, indem derselbe gerade vor dem Gehörbläschen durchgelegt ist. Der Facialis spaltet sich in zwei Zweige, von denen der eine (*fac'*) bis zu einer in halber Höhe der Kopfanlage sichtbaren, aus Cylinderzellen bestehenden Verdickung des Ektoderms zu verfolgen ist, während der andere Ast (*fac''*) ventralwärts in den zweiten Kiemenbogen verläuft. Hier ist auch die Anlage der Facialismuskulatur (*fac.m*) zu erkennen, weit weniger mächtig als die im ersten Bogen eingeschlossene Muskelanlage, indem sie weder so weit dorsalwärts, noch so weit ventralwärts reicht wie letztere. Auf den folgenden Schnitten lässt sie sich noch eine Strecke weit in den Bogen

hinein verfolgen. Dorsalwärts fehlt eine scharfe Grenze gegen die übrigen Mesodermzellen. Man muss bei der Verwerthung dieser Beobachtung immer der Thatsache bewusst sein, dass die eine Muskelanlage zusammensetzenden Zellen sich nur dann scharf von der Umgebung abheben, wenn sie den embryonalen Typus wahren. Sobald sie in spindelförmige Muskelzellen umgewandelt sind, ist die Unterscheidung bedeutend schwieriger. Es ist wahrscheinlich, dass die Muskelanlagen, von denen hier die Rede ist, zuerst dorsal auftreten und sich erst allmählich ventral in den Kiemenbogen ausbilden, dass in Folge dessen die dorsale Partie auch zuerst eine Umwandlung in Muskelzellen erfährt, wodurch sich dann die undeutliche Abgrenzung gegen das übrige Mesoderm erklären würde. Das Gleiche kann man an irgend einer vorwachsenden Muskelanlage beobachten, wo die dem Mutterboden zunächst liegenden Partien zuerst in Muskulatur umgewandelt werden. Allerdings ist ein Vorwachsen der zuerst dorsal auftretenden Muskelanlagen der Kiemenbogen nicht nachzuweisen, allein dieselben entstehen doch durch eine in dorsoventraler Richtung verlaufende Umwandlung des centralen Mesoderms der Kiemenbogen, was für unsere Betrachtung auf das Gleiche herauskommt.

Der Aortenbogen liegt der Muskelanlage medianwärts an. Das trifft für sämmtliche Muskelanlagen innerhalb der Kiemenbogen zu. Bemerkenswerth ist die große Zahl von Zellen, die in der ziemlich breiten Wurzel des Facialis eingelagert sind. Gewiss gehören dieselben zum Theil dem N. acusticus an, doch ist es nicht unmöglich, dass wir es hier mit ähnlichen Verhältnissen zu thun haben wie beim Oculomotorius in frühen Stadien, dessen Wurzel gleichfalls eine größere Anzahl von Zellen einschließt, welche C. K. Hoffmann für Ganglienzellen erklärt. Ventral ist der zweite, dritte und vierte Kiemenbogen angeschnitten; die Aortenbogen sind in denselben sichtbar, dagegen nicht die Muskelanlagen.

Untersuchen wir, um das Bild zu vervollständigen, Querschnitte durch die Anlage der Trigeminus- und Facialismuskulatur. Solche sind dargestellt in Fig. 31 und 32, welche zunächst dazu bestimmt sind, das Verhältnis der Trigeminusmuskelanlage zum Nerven zu erläutern. Auf Fig. 31 sehen wir einen Vorgang beginnen, der auf Fig. 32 in einem späteren Stadium dargestellt ist. Die Muskelanlage im ersten Kiemenbogen ist quer oder schräg durchschnitten; sie stellt sich nicht mehr genau sagittal, sondern schief ein; eine Eigenthüm-

Verbindung zwischen Muskel u. Nerv.

lichkeit, die schon Dohrn an den Muskelanlagen in den Kiemenbogen der Selachier hervorgehoben hat. Die Muskelanlage dreht sich, indem sie sich mit ihrer vorderen Kante medianwärts, mit ihrer hinteren Kante lateralwärts wendet. Mit diesem Vorgang verknüpft sich ein Auswachsen der vorderen und hinteren Kanten der Muskelanlage, welche allmählich zu einer Umwachsung des lateralwärts in einer kleinen Delle anliegenden Nerven (Fig. 31 *tr*) führt. Auf der Fig. 32 ist ein etwas weiter dorsalwärts gelegener Schnitt eines späteren Stadiums abgebildet, bei welchem der Trigeminus fast vollständig von der Muskelanlage eingeschlossen wird. Muskelanlage und Nerv sind mächtiger als auf dem Stadium der Fig. 31; das ist theils darauf zurückzuführen, dass die Anlage überhaupt dorsal breiter und mächtiger ist und sich ventralwärts allmählich verschmächtigt, theils aber auch auf eine Wucherung der Muskelbildungszellen.

Dabei erfolgt nicht bloß eine Massenvermehrung der Anlage, sondern auch eine Verlängerung derselben, welche dazu führt, dass die Nervenanlage vollständig eingeschlossen erscheint, indem der vordere und hintere Rand der Muskelanlage bis zur Berührung sich entgegenwachsen. Vielleicht darf man diesem Vorgang eine gewisse Wichtigkeit beimessen für das Zustandekommen der Verbindung zwischen Nerv und Muskel. Zwar wird davon gesprochen, dass der Nerv in die Muskelanlage hineinwachse, aber über die feineren Vorgänge bei diesem Einwachsen ist nichts bekannt. Aus den bei Lacerta bestehenden Verhältnissen scheint mir hervorzugehen, dass der Nerv nicht ausschließlich an der Herstellung der Verbindung Theil nimmt, sondern auch die Muskelanlage, und dass, wenigstens bei der Kiemenmuskulatur, das Auswachsen der letzteren um den Nerven herum eine sehr wesentliche Rolle bei dem Process spielt. Es tritt folglich auch der Nerv zunächst in Beziehung zu Zellen, die aus der lateralen Wand der Muskelanlage hervorgegangen sind — und dieses Verhältnis wird in der Folge noch gewahrt. Leider wissen wir über die Verbindung der einzelnen Nervenfasern mit den embryonalen Muskelzellen so gut wie nichts. Unsere Methoden lassen uns hier vollständig im Stich; so hat auch Fürbringer, der mittels der Goldmethode diese Verhältnisse zu erforschen suchte, eingestehen müssen, dass ihm die Verfolgung der Vorgänge nicht gelingen wollte (Fürbringer, 97). Vielleicht haben wir von einer der neueren Methoden (Apathy, Bethe) Erfolge zu hoffen. Ich habe bei der Untersuchung von Amphibien auf diesen Punkt geachtet und

bin zu der Überzeugung gelangt, dass die Verbindung zwischen Nerv und Muskelzellen der Myotome zu einer Zeit auftritt, wo letztere noch innerhalb des epithelialen Verbandes verharren und die Bildung von Muskelfibrillen erst begonnen hat. In welcher Weise diese Verbindung eintritt, und wie sich die Endigungen der Fibrillen in der quergestreiften Muskulatur ausbilden, darüber fehlen uns vollständig die Kenntnisse. Jedenfalls hat man sich das Auswachsen der Nerven gegen die Muskelanlagen nicht in der Weise zu denken, dass der Nerv erst dann mit den Muskelbildungszellen in Berührung tritt, wenn dieselben sich in Form einer auswachsenden Zellmasse in größerer Entfernung von ihrem Mutterboden befinden. Die Verbindung von Nerv und Muskelzelle findet wohl sehr frühzeitig statt, und der Vorgang des Auswachsens der Muskelanlage und der Aufnahme des Nerven in dieselbe tritt erst verhältnismäßig spät auf. Es scheint mir, dass durch die mittels der APATHY'schen und BETHE-schen Methode neu gewonnenen Thatsachen die ganzen Vorstellungen von der Natur und der Ausbildung des Achsencylinderfortsatzes der Nervenzellen wieder in Fluss gerathen sind, und dass wir vorläufig wohl thun werden, uns eines bestimmten Urtheils über den Modus der Verbindung zwischen Nerv und Muskel zu enthalten.

Auf die Verfolgung der Umbildung der in den zwei vorderen Kiemenbogen enthaltenen Muskelanlagen habe ich verzichtet, nachdem ich festgestellt hatte, dass sich aus denselben Muskulatur entwickelt. Die entsprechenden Anlagen in den hinteren Bogen sind schon in frühen Stadien sehr schwer aufzufinden, und auf späteren Stadien in ihren Produkten schlechterdings nicht mehr nachzuweisen. Auf einem recht späten Stadium sehe ich die Masse der Trigeminusmuskulatur in eine mediale und eine laterale Partie getheilt, und zwischen beiden eingelagert den Nerven. Die Muskelmasse ist ventralwärts weit vorgerückt und hat die Medianlinie fast erreicht. Dem ventralen Theile der Muskelanlage liegt der Nerv lateralwärts an; er ist also noch nicht in dieselbe aufgenommen. Die Hypoglossusmuskulatur ist gleichfalls in ihrem Verhältnis zum N. hypoglossus zu erkennen — derselbe liegt dem Muskelstrang medianwärts an; übrigens ist auch hier zu sehen, dass der Nerv von der Muskelanlage allmählich umwachsen wird.

Wenden wir uns nun zur Beantwortung der Frage: Wie verhalten sich die Muskelanlagen in früherer Zeit, und wie hat man sich ihre Entstehung vorzustellen? Ich verweise zunächst auf die Fig. 36—39 von einem Embryo von Lacerta agilis mit 27—28 Ur-

wirbeln, darstellend vier Sagittalschnitte in verschiedener Entfernung von der Medianebene (Fig. 36 am meisten lateral, Fig. 39 Medianschnitt). Auf Fig. 36 sehen wir Muskelanlagen in drei Kiemenbogen (*tr.m*, *fac.m*, *gl.m*), die sich sehr deutlich von dem umgebenden Stützgewebe abheben. Die Anlage der Trigeminusmuskulatur zeigt bloß an ihrem vorderen Umfange eine scharfe Grenze, die sich auch ventralwärts findet, weit weniger scharf ist die Grenze am hinteren Umfang der Zellmasse. Wenn wir die Anlagen ventralwärts verfolgen, so sehen wir, dass bloß die Trigeminusmuskelanlage die Medianlinie erreicht, um hier (Fig. 39 *tr.m*) mit dem Epithel der Perikardialhöhle (*p*) eine Verbindung einzugehen. Die Anlage im Facialisbogen (*fac.m*) reicht weiter ventralwärts als diejenige im dritten Bogen (*gl.m*), aber ohne eine Verbindung mit dem Perikard einzugehen. Die Anlagen beginnen dorsalwärts breit, um ventralwärts an Mächtigkeit abzunehmen. Über den Verlauf der Nerven innerhalb der Kiemenbogen auf diesem Stadium kann ich keine Angaben machen; sie sind in Folge der spärlichen Einlagerung von zelligen Elementen schwer zu verfolgen. Drei Aortenbogen sind ausgebildet und liegen dem medialen Umfang der Muskelanlagen an (vgl. besonders Fig. 38 ao_1, ao_2). Nirgends ist in der letzteren eine Höhlenbildung vorhanden. Die Trigeminusmuskelanlage verbindet sich auf diesem Stadium in ziemlich beträchtlicher Ausdehnung mit dem Perikardialepithel (Fig. 41 *tr.a*), während auf späteren Stadien keine Verbindung mehr nachzuweisen ist. In einem etwas früheren Stadium sehe ich auf dem Querschnitt der Muskelanlage im zweiten Kiemenbogen eine Anordnung der Zellen, aus der man wohl schließen darf, dass man es hier mit Epithelzellen zu thun habe, zwischen denen es jedoch nicht zur Ausbildung einer Höhle kommt.

Erste Entstehung der Kiemenbogenmuskulatur.

Bei einem Embryo von Lacerta viridis mit 21—22 Urwirbeln sehen wir zwei Kiemenbogen durch die Aneinanderlagerung von Ektoderm und Entoderm abgegrenzt. Auf Querschnitten ist in beiden Bogen Cölom nachzuweisen, das sich caudal- und ventralwärts in das Cölom der Perikardialhöhle fortsetzt. Gefäßanlagen sind in beiden Bogen vorhanden, allerdings nicht in der ganzen Ausdehnung als Lumen zu erkennen. Sie grenzen unmittelbar an das Entoderm und sind aus dem medialen Umfang des in den Kiemenbogen eingelagerten Cöloms hervorgegangen, wie man sich leicht auf diesen und besonders auch auf etwas früheren Stadien überzeugen kann.

Hier sieht man, dass sich von dem medialen Umfang des Kiemenbogencöloms Zellen ablösen, die zwischen letzterem und dem Entoderm zu liegen kommen, sich vereinigen zu einem Lumen, um, mit ähnlichen Anlagen verschmelzend, das Gefäßrohr herzustellen. Das Mesoderm in den Kiemenbogen lässt ventralwärts besonders deutlich eine Scheidung in eine laterale und mediale Partie erkennen. Die laterale Partie besteht aus weniger dicht zusammengedrängten Zellen, die sich durch Bildung von Ausläufern und durch geringere Färbbarkeit ihrer Zellkerne von der medialen Partie unterscheiden. Bei letzterer ist die Färbung der Zellkerne dunkler. Im zweiten Bogen ist eine solche Unterscheidung nicht möglich, nur sind hier die Zellen, welche die kleine Cölomhöhle medialwärts begrenzen, höher als die Zellen der lateralen Wand. Über die Nerven habe ich nichts Genaueres feststellen können.

Es handelt sich hier um die erste Anlage der Muskulatur in den betreffenden Bogen. Dieselbe ist als Differenzirung der medialen Wand des in den Kiemenbogen abgeschnürten Cöloms aufzufassen. Die Bildung der Kiemengefäße und des Stützgewebes der Kiemenbogen geht der Differenzirung einer Muskelanlage voran, und zwar entstehen die Aortenbogen aus der medialen Wandung des abgeschnürten Cölomsäckchens, während aus der lateralen Wand die Stützzellen hervorgehen. Zu einer ähnlichen Auffassung bin ich in Bezug auf die Muskelanlagen in den Kiemenbogen von Rana gekommen (Corning, 99). Die Stützzellen umwachsen später die Zellmasse, welche aus der medialen Wandung des ursprünglichen Cölomsäckchens hervorgeht. Die letztere entspricht der Splanchnopleura, die erstere der Somatopleura. Aus der Splanchnopleura entwickeln sich die Muskelanlagen und die Aortenbogen, aus der Somatopleura die Stützzellen des Kiemenbogens. Die Muskelanlagen entstehen zunächst nicht im ganzen Bereich eines Kiemenbogens, d. h. die Verdickung der medialen Wand des Cöloms, aus welcher sie hervorgeht, tritt nicht auf einmal in dorso-ventraler Richtung in der ganzen Länge des Cölomabschnittes auf. Sie breitet sich hauptsächlich in ventraler Richtung aus, scheint sich aber bei Lacerta bloß im Mandibularbogen bis zur Perikardialhöhle in frühen Stadien (cf. Fig. 39 *tr.m*) zu erstrecken — der ventralste Abschnitt wird später zurückgebildet, während die Muskelanlage dorsalwärts nicht bloß durch Umwandlung der medianen Cölomwand, sondern auch aktiv auswächst und auf diese Weise den M. obliquus superior entstehen lässt. Die Muskelanlage im Facialisbogen erstreckt sich

zu keiner Zeit bis an das Perikard heran; ein Auswachsen dorsalwärts findet jedenfalls statt, doch nicht in so ausgedehnter Weise, wie bei der Trigeminusmuskelanlage. Die beiden Vorgänge, Bildung der Muskelanlage aus der medialen Wandung des in die Kiemenbogen eingeschlossenen Cöloms, und Auswachsen derselben behufs Erlangung von Beziehungen zu Skelettheilen etc. sind streng von einander zu trennen. In welchem Grade diese Zustände an den einzelnen Kiemenbogen Platz greifen, habe ich nicht feststellen können; jedenfalls wären hier vor Allem von der Untersuchung der Selachier werthvolle Aufschlüsse zu erwarten.

Es geht aus dem Gesagten hervor, dass die in späteren Stadien bei Lacerta auftretenden Muskelanlagen nicht ohne Weiteres als Kiemenbogencölom bezeichnet werden können, indem sie nur einem Theile des ursprünglich in den Kiemenbogen eingeschlossenen Cöloms entsprechen würden. Man wird sich vielleicht die Frage vorlegen, ob die Zellen der medialen Cölomwand sich nicht vielleicht in der Weise zusammenlagern, dass sie ein Lumen umschließen, welches aus dem Cölom abzuleiten wäre. Von einer derartigen Höhlenbildung ist zwar bei Reptilien nichts zu bemerken, doch steht der Annahme nichts im Wege, dass ein Fehlen desselben auf ähnliche Weise zu erklären sei, wie das Fehlen eines Lumens in der Anlage des M. rectus externus oder in den von der Oculomotoriushöhle auswachsenden Muskelanlagen. Die Existenz einer Höhle ist nicht das Wesentliche an den im Vorderkopf befindlichen Mesodermfragmenten, sondern die Fähigkeit aus Zellen, welche mehr oder weniger den epithelialen Typus wahren, quergestreifte Muskulatur zu erzeugen. Bei Selachiern ist noch bis in ziemlich späte Stadien eine Höhle in der Muskelanlage vorhanden. Es wäre von Interesse, die Umwandlung der epithelialen Wandung in quergestreifte Muskulatur bei Selachiern genauer zu verfolgen; nach einigen Beobachtungen, die ich an Lacerta angestellt habe, scheint es mir, dass die Fibrillen erst zu einer Zeit auftreten, wo die Muskelanlage schon auszuwachsen beginnt.

Es ist das große Verdienst van Wijhe's (82), darauf hingewiesen zu haben, dass die Muskulatur der Kiemenbogen aus den Seitenplatten ihre Entstehung nimmt, und dass ihre Nerven als dorsale Wurzeln motorische Elemente enthalten, die zu splanchnischer Muskulatur gehen. Van Wijhe's Betrachtung gipfelt in den beiden Sätzen (82, pag. 41): »Die dorsalen Wurzeln der Kopfnerven sind nicht nur sensitiv, sondern innerviren auch die aus den Seitenplatten,

aber nicht die aus den Somiten stammenden Muskeln«, und: »Die ventralen Wurzeln sind motorisch, innerviren aber nur die Muskeln der Somite, nicht diejenigen der Seitenplatten.« Zu den Somiten rechnet VAN WIJHE die Anlagen der Trochlearis-, Abducens- und Oculomotoriusmuskulatur, zu der Muskulatur, die aus den Seitenplatten entsteht, die Anlagen im Mandibularbogen, im Hyoidbogen, im dritten (Glossopharyngeus) Bogen, in den folgenden Bogen (die vom Vagus versorgt werden), sowie auch einen Theil des Perikardiums.

Meines Wissens ist die Behauptung VAN WIJHE's, dass die Kiemenmuskulatur splanchnischen Ursprunges sei, durch die Untersuchung der Entwicklung der Darm- und Herzmuskulatur noch nicht erhärtet worden. Es wäre ohne Frage sehr wichtig festzustellen, in welcher Weise die letztere vor sich geht und in wie fern sich Übereinstimmungen mit der Anlage der Kiemenmuskulatur finden. Ich habe darüber bei Reptilien Folgendes feststellen können.

Vergleich mit der Darmmuskulatur.

Bei einem Embryo von Lacerta muralis mit 20 Urwirbeln ist der Darm oralwärts in beträchtlicher Ausdehnung als Rohr abgeschnürt. Ein feiner Cölomspalt zieht beiderseits vom Darm dorsalwärts hinauf und geht oralwärts in die Perikardialhöhle und in das im hinteren Abschnitt der Kopfanlage liegende Cölom über. An diesem Cölomspalt kann man eine laterale und eine dem Darm anliegende mediale Wand unterscheiden; die letztere besteht aus hohen cylindrischen Zellen, die im Bereich der Perikardialhöhle kontinuirlich auf das Mesocardium posterius und auf die viscerale Lamelle des Perikards weiter gehen. Die laterale Lamelle weist ziemlich niedrige Zellen auf, von denen eine Anzahl in Begriff sind, sich (als Stützzellen) aus dem epithelialen Verbande frei zu machen. Untersuchen wir nun das Verhältnis zwischen Entoderm und der visceralen Lamelle der Seitenplatten von der Stelle an, wo der Darm sich auf dem Dotter öffnet, in caudaler Richtung, so sehen wir zunächst keine Änderung in der Höhe der Entodermzellen in der medianen Partie der Embryonalanlage; sie sind hier noch mäßig hoch und gehen lateralwärts in platte Zellen über, welche noch weiter lateralwärts den großen, mit Dotter angefüllten Zellen des Dottersackentoderms Platz machen. Je weiter caudalwärts wir die Entodermzellen der medianen Partie der Embryonalanlage untersuchen, desto geringer wird ihre Höhe, sie werden kubisch, schließlich fast platt und erlangen erst in dem caudalen, als Rohr abgeschnürten Theil des Darmes wieder ihre ursprüngliche Höhe. Beachtenswerth ist, dass die Splanchnopleura

bloß im Bereich derjenigen Entodermzellen, die eine größere Höhe aufweisen, die oben besprochene Verdickung besitzt, welche offenbar zu der Ausbildung der specifischen Darmzellen in einem gewissen Zusammenhang steht. Fragen wir, wie es sich mit der Splanchnopleura im Bereiche der Herzanlage verhält, so ist unschwer zu erkennen, dass sie im Vergleich mit der Somatopleura bedeutend höher ist, und dass sich durch Abgabe einzelner Zellen eine Schicht bildet, welche den Endothelschlauch des Herzens umgiebt, und sich zur Herzmuskulatur umwandelt. Nach Abgabe dieser Zellschicht wird die Splanchnopleura wieder niedriger und unterscheidet sich auf späteren Zeiten nicht von der Somatopleura. Die histologischen Vorgänge, welche zur Umwandlung der erwähnten Schicht in quergestreifte Muskulatur führen, habe ich nicht genauer verfolgt. Was die Bildung der Darmmuskulatur anbelangt, so liegt die Sache in so fern anders, als es nicht oft gelingt, den Austritt von Zellen aus der Splanchnopleura direkt nachzuweisen. Dass jedoch ein solcher stattfindet und stattfinden muss, geht aus der bedeutenden Zunahme der Zellschicht in der unmittelbaren Umgebung des Darmes hervor, die keiner anderen Quelle entstammen kann als der Splanchnopleura. Zunächst ist zwar kein Unterschied zwischen den Muskelbildungszellen und dem »Mesenchym« zu erkennen, später ordnen sich die ersteren zu einer einheitlichen, scharf abgegrenzten Schicht an.

Es scheint mir, dass die Bildung der Visceralbogenmuskulatur und der im Bereiche des Darmes und des Herzens entstehenden splanchnischen Muskulatur wesentlich in der gleichen Weise vor sich gehen. In beiden Fällen entsteht sie durch Umwandlung des medialen Blattes des unsegmentirten Mesoderms, wobei durchaus nicht gesagt sein soll, dass aus demselben bloß Muskulatur hervorgehe; im Gegentheil, es sind Anlagen von Blutgefäßen, Aortenbogen und Darmgefäße, und theilweise auch von Stützgewebe aus demselben abzuleiten. Die Anlagen, die sich nach Ausbildung des Stützgewebes in den Kiemenbogen finden, sind ausschließlich oder doch hauptsächlich aus der medialen Wand des im Bogen eingeschlossenen Cölomsäckchens hervorgegangen; es ist aber wahrscheinlich, dass sie genau wie die aus den Rumpfmyotomen abzuleitenden Muskelknospen wenigstens potentiell Höhlenbildungen besitzen, welche sich aus dem Cölom ableiten. Man muss nur die Unterscheidung machen zwischen den Cölomabschnitten, die ursprünglich vor der Bildung von Stützgewebe in dem Kiemenbogen eingeschlossen sind,

und den Cölomabschnitten, die sich später vollständig in Muskelanlagen vorfinden. Die Bildung derselben ist in gleicher Weise wie die Bildung der Rumpfmyotome ein sekundärer Vorgang. Als »Kiemenbogencölom« kann man füglich nur die Cölomabschnitte vor der Bildung von Stützgewebe, Gefäßen und Muskelanlagen bezeichnen.

Sehr wichtig wäre die Lösung der Frage, wie die Muskelfibrillen in den Zellen der Anlagen auftreten. Bei den Myotomen (Rabl) treten die Fibrillen in ganz gesetzmäßiger Weise immer in der basalen Schicht der Epithelien auf, dagegen finde ich über die analogen Vorgänge bei der Kiemenbogenmuskulatur keine Angaben in der Litteratur. Auch ist es mir nicht gelungen, an den gewöhnlichen Präparaten über die Bildung der Muskelfibrillen in der Herz- und Kiemenbogenmuskulatur Klarheit zu erlangen. Ich habe mir vorgenommen, mit Hilfe einer die Muskelfibrillen specifisch färbenden Methode diesen Punkt zu untersuchen; vorläufig kann ich nur so viel sagen, dass es mir scheint, als ob die Entwicklung von Fibrillen in der Anlage der Kiemenmuskulatur bedeutend später ihren Anfang nehme, als in den Myotomen.

Schlussbemerkungen.

Die Folgerungen, welche sich aus meinen Beobachtungen ergeben, beziehen sich auf vier Punkte:

Auf die Entwicklung der Muskulatur der vorderen Extremität.

Auf die Entwicklung der Hypoglossusmuskulatur.

Auf die Entwicklung der Augenmuskulatur (Oculomotorius, Trochlearis und Abducensmuskulatur).

Auf die Entwicklung der in den Kiemenbogen eingeschlossenen, vom Trigeminus, Facialis, Glossopharyngeus und Vagus-Accessorius innervirten Muskulatur.

---

1) Muskulatur der vorderen Extremität.

1) Entwicklung der Muskulatur der vorderen Extremität —: Ich verweise dafür auf die Ausführungen auf pag. 44—49 und hebe hier nur hervor, dass ich nunmehr mit Mollier die Muskulatur der vorderen Extremität von den ventralen Fortsätzen des 9.—13. Myotoms ableite. Es ist mir zwar nicht gelungen, die Verschmelzung der betreffenden Fortsätze zu einer einheitlichen Zellmasse nachzuweisen,

doch konnte ich die Theilung der in der Extremitätenanlage eingeschlossenen Muskelanlagen in eine dorsale und ventrale Masse in ähnlicher Weise, wie das Mollier schildert, erkennen. Ich fasse die betreffenden ventralen Myotomfortsätze nicht etwa als an die Extremitätenanlage direkt abgehende Muskelknospen auf, sondern als Anlage der Bauchmuskulatur, die bloß sekundär Muskelbildungszellen an die Extremität abgeben. In welcher Weise ihre eigenthümliche Form durch ihre frühzeitige Beziehung zur Extremität beeinflusst wird, kann ich nicht sagen; dass aber eine solche Beeinflussung besteht, scheint daraus hervorzugehen, dass derartige ventrale Myotomfortsätze sowohl bei Tropidonotus natrix als auch bei Anguis fragilis fehlen. Ich stelle mich also trotz des Widerspruches von Harrison und neuerdings von Miss E. Byrnes (98) mit Mollier auf den Standpunkt, dass die Extremitätenmuskulatur von den Myotomen abzuleiten sei. Ich erblicke in der Ausbildung oder in dem Fehlen von Muskelknospen bloß einen quantitativen, nicht einen qualitativen Unterschied im Entwicklungsmodus. In dem einen Falle gelangen die embryonalen Zellen des Myotoms vor ihrer Auflösung und Differenzirung weiter in die Extremitätenanlage hinein als im anderen Falle, aber gewiss ist das Vorwachsen embryonaler (indifferenter) Zellen nicht der einzige Modus, durch welche die Lageveränderung einer Muskelanlage zu Stande kommt. In neuerer Zeit ist von Miss E. Byrnes die Ableitung der Extremitätenmuskulatur der Amphibien aus dem Mesenchym vertreten worden, wobei sie sich an Harrison (95) anschließt. Ich verkenne keineswegs die Schwierigkeiten, welche derartige Angaben, besonders wenn sie sich auf sorgfältige Untersuchungen, wie diejenigen von Harrison und Miss Byrnes stützen, der einheitlichen Auffassung der Extremitätenmuskelanlage in den Weg legen. Allein ich möchte trotzdem darauf hinweisen, dass durch die anatomisch gesicherten Thatsachen die Zugehörigkeit der Extremitätenmuskulatur in zu klarer Weise kundgegeben wird, als dass wir für dieselbe einen ganz differenten Ursprung annehmen durften.

2) Entwicklung der Hypoglossusmuskulatur. Ich finde, dass sich die Hypoglossusmuskulatur aus den ventralen Fortsätzen des zweiten bis fünften Myotoms entwickelt. Das erste Myotom wird rudimentär. Wahrscheinlich ist letzterer Umstand darauf zurückzuführen, dass sich ursprünglich eine größere Zahl von Myotomen an der Bildung der Hypoglossusmuskulatur betheiligten. Die Reduktion

2) Hypoglossusmuskulatur.

derselben, sowie auch der Wurzeln des N. hypoglossus geht von vorn nach hinten vor sich, und zwar desshalb, weil die aus vorderen Myotomen entstehende Muskulatur sich an die hinteren Kiemenbogen ansetzt und bei der Rückbildung derselben gleichfalls zusammen mit ihren Nerven verschwindet oder rudimentär wird. Zwischen den Segmenten, deren Myotome zur Bildung der Hypoglossusmuskulatur beitragen, und den Kiemenbogen besteht keine in Zahlen ausdrückbare Beziehung; das geht auch aus den Beobachtungen von Neal an Petromyzon hervor, wo eine sekundäre Theilung der ventralen Myotomfortsätze, entsprechend der Zahl der Kiemenbogen, vorkommen kann. Die Verschmelzung des zweiten bis fünften Myotomfortsatzes zu einer einheitlichen Zellmasse ist in demselben Sinne aufzufassen, wie die von Fischel bei Vögeln und Säugethieren nachgewiesene frühzeitige Verschmelzung der aus den ventralen Myotomkanten austretenden, zur Bildung der Bauchmuskulatur bestimmten Zellen zu einer mehr oder weniger einheitlichen Masse. Über die Betheiligung der den Hypoglossusmyotomen entsprechenden Sklerotome an der Bildung des Occipitaltheiles des Schädels lässt sich direkt nichts feststellen; aus den Nervenverhältnissen ergiebt sich der Schluss, dass vier Sklerotome in den Schädel einbezogen werden.

3) Entwicklung der Augenmuskeln. Die Oculomotoriusmuskulatur entsteht aus der Wandung der Kopfhöhle. Dieselbe entwickelt sich bei Embryonen mit ein bis zwei Urwirbeln aus dem Entoderm am vorderen Ende der Chorda. Diese Anlage stellt zunächst eine nach beiden Seiten hin auswachsende, nur ein spaltförmiges oder gar kein Lumen aufweisende Zellmasse dar, die durch geraume Zeit, oft noch recht spät, vermittels eines Zellstranges (Zwischenstrang) mit ihrem Mutterboden in Verbindung steht. Ähnliches lässt sich auch für Säugethiere nachweisen; die Befunde bei letzteren und bei Lacerta stimmen im Wesentlichen mit den Angaben von Rex überein, so dass die Gleichartigkeit der Anlage wenigstens für Vögel, Säugethiere und Reptilien festzustellen wäre. Später tritt in den beiden lateralwärts auswachsenden Zellmassen ein Lumen auf, das sich stark vergrößert; der Zwischenstrang erleidet eine Rückbildung und die epitheliale Wandung der Kopfhöhle schickt sich zur Bildung der Oculomotoriusmuskulatur an. Am dorsalen und am ventralen Umfange der Kopfhöhlenwandung zeigt sich eine leichte Ausbuchtung,

3) Entwicklung der Augenmuskeln.

a. Oculomotoriusmuskulatur.

an welche sich eine Wucherung der Epithelzellen anschließt. Damit ist eine dorsale und eine ventrale Muskelanlage gegeben. Dieselben lösen sich vollständig von dem Epithel der Kopfhöhlenwandung ab und wachsen gegen den Bulbus, sowie gegen das vordere Chordaende aus, also gegen ihren späteren Ursprung und Ansatz. Die Oculomotoriuszweige liegen zunächst der dem Bulbus abgewandten Fläche der Muskelanlagen an. Die Wandung der Kopfhöhle nimmt keinen wesentlichen Antheil an der Bildung des Mesenchyms; die Partien der Wandung, die nicht bei der Muskelbildung verbraucht werden, bleiben inmitten des in das Innere der Kopfhöhle einwuchernden Mesenchyms liegen und sind noch in relativ später Zeit als Stränge oder Balken von Epithelzellen zu erkennen.

b. M. rectus externus.

Der M. rectus externus entsteht aus einer Zellmasse, welche durch die epitheliale Anordnung ihrer Elemente auf ihre Ableitung aus einer Kopfhöhle hinweist. Bei ihrem Auswachsen liegt sie der lateralen und hinteren Wand der Oculomotoriuskopfhöhle an.

c. M. obliquus superior.

Der M. obliquus superior entsteht aus dem dorsalen Theile der Trigeminusmuskelanlage, welcher über den Bulbus auswächst und sich von seinem Mutterboden ablöst, um sekundär dem späteren Ursprung und Ansatze entgegenzuwachsen. Der N. trochlearis wird erst in relativ später Zeit sichtbar.

4) Kiemenbogenmuskulatur.

4) Kiemenbogenmuskulatur. Ich habe nur die Trigeminus- und Facialismuskulatur in Bezug auf ihre Entstehung und Umbildung verfolgen können. Sie entstehen durch die Wucherung des medialen Blattes der durch das Auftreten der Kiemenspalten abgetrennten Cölomsäckchen. In den so entstandenen Zellmassen fehlt ein Lumen. Die Anlage der Kiemenbogenmuskulatur deutet darauf hin, dass sie splanchnischer Natur sei, d. h. aus dem ventralen unsegmentirten Mesoderm stamme, und eine Vergleichung ihrer Entwicklung mit derjenigen der Darmmuskulatur bildet eine Stütze für diese Anschauung. Ich bin also in der Lage, die VAN WIJHE'schen Annahmen über die splanchnische Natur der Kiemenbogenmuskulatur zu bestätigen. Der Nerv liegt immer lateral von der Muskelanlage, während Spinalnerven medial von ihren Myotomen liegen. Der Nerv wird bei der Ausbildung der Kiemenmuskelanlage von dieser umwachsen und eingeschlossen; bei der Herstellung der Verbindung

zwischen Muskel und Nerv ist also nicht bloß der Nerv durch Einwachsen in die Muskelanlage aktiv betheiligt.

Die bei Lacerta nachzuweisenden Muskelanlagen sind nicht ohne Weiteres als Kiemenbogencölom zu bezeichnen, wenigstens nicht mit den Kiemenbogensäckchen der Selachier direkt zu vergleichen. In wie fern sie später noch eine epitheliale Anordnung ihrer Elemente aufweisen, habe ich nicht feststellen können.

Über den morphologischen Werth der als Muskelanlagen bezeichneten Mesodermmassen in Bezug auf die Segmenttheorie des Schädels habe ich keine Ansicht geäußert. Es scheint mir, dass dies vor einer erneuten Untersuchung der bei Selachiern sich findenden einfacheren Verhältnisse verfrüht wäre. Über eine Anzahl von Punkten wird wohl die Anwendung neuer Methoden Aufschluss bringen, so vielleicht für die Entstehung der Nerven die kürzlich von KRONTHAL angegebene Methode der Imprägnation, die wirklich in mancher Beziehung Vorzügliches leistet, für die Entwicklung der Muskelfibrillen die HEIDENHAIN'sche Hämatoxylinfärbung. Aber Eines tritt auch bei Reptilien klar hervor, nämlich die scharfe Trennung zwischen den Elementen, die aus der Rumpfregion in die Bildung des Kopfes eingehen, von den übrigen Elementen, aus deren Gruppirung man auf eine segmentale Zusammensetzung des Schädels geschlossen hat. Mit dem eigentlichen Kopfproblem haben die ersteren gar nichts zu thun; die Ontogenese vermittelt auch nicht den Übergang zwischen den Urwirbeln, deren Sklerotome sich an der Bildung des Schädels betheiligen, und den Mesodermsegmenten des Vorderkopfes.

Basel, 14. April 1899.

Citirte Litteratur.

97. ALLIS, The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in Amia calva. Journal of Morphology. Vol. XII. 1897.

78. BALFOUR, A monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London 1878.

89. VAN BEMMELEN, Über die Herkunft der Extremitäten und Zungenmuskulatur bei Eidechsen. Anat. Anzeiger. Bd. IV. 1889. pag. 244.

92. BOYER, The mesoderm in Teleosts, especially its share in the formation of the pectoral fin. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. 1892.

98. Byrnes, Esther F., Experimental studies on the development of limb muscles in Amphibia. Journal of Morphology. Vol. XIV. 1898.

89. Chiarugi, G., Lo sviluppo dei nervi vago, accessorio, ipoglosso e primi cervicali nei sauropsidi e nei mammiferi. Pisa 1889.

97. —— Contribuzioni allo studio dello sviluppo dei nervi encefalici dei mammiferi. IV. Sviluppo dei nervi oculomotore e trigemino. Public. del. R. Istit. di studi sup. in Firenze. 1897.

92. Cori, C. J., Über Anomalien der Segmentirung bei Anneliden und deren Bedeutung für die Theorie der Metamerie. Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. LIV. 1892.

95. Corning, H. K., Über die Entwicklung der Zungenmuskulatur bei Reptilien. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in Basel. 1895. pag. 165—175.

99. —— Über einige Entwicklungsvorgänge am Kopfe der Anuren. Morph. Jahrbuch. Bd. XXVII. Heft 1. 1899.

94. Field, H. H., Die Vornierenkapsel, ventrale Muskulatur und Extremitätenanlage bei den Amphibien. Anat. Anzeiger. Bd. IX. 1894.

95. Fischel, A., Zur Entwicklung der ventralen Rumpf- und der Extremitätenmuskulatur der Vögel und Säugethiere. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXIII. 1895.

96. —— Über Variabilität und Wachsthum des embryonalen Körpers. Morph. Jahrbuch. Bd. XXIV. 1896.

82. Froriep, Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung. 1882.

91. —— Referat über Entwicklungsgeschichte des Kopfes. in: Bonnet und Merkel's Ergebnissen. Bd. I. 1891.

94. —— Ibidem. Bd. III. 1894.

97. Fürbringer, M., Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift für Gegenbaur. Bd. III. pag. 351—788. Mit 7 Tafeln.

91. Guitel, Fr., Sur le développement des nageoires pairs du Cyclopterus lumpus. Comptes rendus de l'Académie des Sciences. T. CXII. 1891.

94. —— Sur les bourgeons musculaires des nageoires pairs du Cyclopterus lumpus. Comptes rendus de l'Académie des Sciences. T. CXVIII. 1894.

96. —— Recherches sur le développement des nageoires pairs du Cyclopterus lumpus. Arch. de Zool. expérimentale. 3. Série. T. IV. 1896.

94. Harrison, R. G., The development of the fins of Teleosts. John Hopkin's Univ. Circulars No. 111. 1894.

95. —— Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLVI. 1895.

92. Hatschek, B., Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Wien. 1892.

86. Hoffmann, C. K., Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Morph. Jahrbuch. Bd. XI. 1886.

88. —— Reptilien. in: Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. III. 1888.

96. Hoffmann, C. K., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii. 1. Theil. Morph. Jahrbuch. Bd. XXIV. 1896. pag. 209—286. Mit 4 Tafeln.
97. —— 2. Theil. Morph. Jahrbuch. Bd. XXV. 1897. pag. 248—304. Mit 2 Tafeln.
92. Kaestner, Über die allgemeine Bildung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung. 1892.
91. Kollmann, J., Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13 bis 35 Urwirbeln. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung. 1891.
99. Kronthal, Über eine neue Imprägnation der Nervenzellen. Neurol. Centralblatt. Bd. XVIII. 1899.
90. Kupffer, C. von, Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXV. 1890.
92. —— Referat über die Entwicklungsgeschichte des Kopfes. in: Bonnet und Merkel's Ergebnissen. 1892.
94. —— Die Deutung des Hirnanhanges. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München. 1894.
95. —— Referat über die Entwicklung des Kopfes. Bonnet und Merkel's Ergebnisse. Bd. V. 1895.
98. Maurer, Fr., Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Reptilien. Morph. Jahrbuch. Bd. XXVI. 1898.
81. Milnes-Marshall and Spencer (Baldwin), Observations on the cranial nerves of Scyllium. Quart. Journal micr. Science. Vol. XXI. 1881.
81. —— On the head cavities and associated nerves of Elasmobranchs. Quart. Journal micr. Science. Vol. XXI. 1881.
92. Mollier, S., Über die Entwicklung der paarigen Extremitäten der Selachier. Bonnet und Merkel's anatom. Hefte. 1892.
94. —— Über die Entwicklung der fünfzehigen Extremität. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München. 1894.
95. —— Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. II. Das Cheiropterygium. Bonnet und Merkel's anatom. Hefte. 1895.
97. —— Über die Entwicklung der paarigen Flossen des Störs. Bonnet und Merkel's anatom. Hefte. 1897.
96. Neal, H. V., A summary of studies on the nervous system of Squalus acanthias. Anatom. Anzeiger. Bd. XII. 1896. pag. 377—391.
97. —— The development of the hypoglossal musculature in Petromyzon and Squalus. Anatom. Anz. Bd. XIII. 1897. pag. 441—463. 2 Fig.
98. —— The segmentation of the nervous system in Squalus acanthias. Bull. Mus. Comp. anatomy at Harvard College. Vol. XXXI. 1897. 9 Tafeln.
98. —— The problem of the vertebrate Head. Journal of comparative Neurology. Vol. VIII. 1898.
96. Nussbaum, M., Über Muskelentwicklung. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Berlin. 1896.
96. —— Nerv und Muskel. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLVII. 1896.
90. Oppel, A., Über Vorderkopfsomiten und die Kopfhöhle von Anguis fragilis. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXVI. 1890.

91a. Paterson, The position of the mammalian limb regarded in the light of its innervation and development. Anat. Department, Owen's Coll., Manchester. 1891.

91b. —— The limb plexus of mammals. Studies in anatomy from the anatomical department of the Owen's College, Manchester. 1891.

91. Platt, Julia, A contribution to the Morphology of the vertebrate head, based on a study of Acanthias vulgaris. Journal of Morph. Vol. V. 1891. pag. 79—112.

97. —— The development of the cartilaginous Skull and of the branchial and hypoglossal Musculature in Necturus. Morph. Jahrbuch. Bd. XXV. 1897.

89. Rabl, Carl, Theorie des Mesoderms. 1. Theil. Morph. Jahrbuch. Bd. XV. 1889.

92a. —— Über die Metamerie des Wirbelthierkopfes. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Wien. 1892. pag. 104—136.

92b. —— Theorie des Mesoderms. 2. Theil. Morph. Jahrbuch. Bd. XIX. 1892.

32. Rathke, H., Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein. 1832.

97. Reuter, K., Über die Entwicklung der Augenmuskulatur beim Schwein. Bonnet und Merkel's anatom. Hefte. 1897.

97. Rex, H., Über das Mesoderm des Vorderkopfes der Ente. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. L. 1897.

91. Sagemehl, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Mit 2 Tafeln. Morph. Jahrbuch. Bd. XVII. 1891. pag. 487—595.

95. Sewertzoff, Die Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten in Zusammenhang mit der Frage nach der Metamerie des Kopfes. Bull. de la soc. des Nat. de Moscou. 1895.

94. Valenti, G., Sul sviluppo del ipofisi. Nota preventiva. Atti del Accademia medico-chirurgica di Perugia. Vol. VI. 1894.

95. —— Sulla origine e sul significato della ipofisi. Atti del Accademia medico chirurgica di Perugia. Vol. VII. 1895.

97. —— Sopro i primitivi rapporti delle estremità cefaliche della corda dorsale e del' intestino. Atti società Toscana scienze nat. Vol. XVI. 1897.

77. Weber, M., Über die Nebenorgane des Auges der Reptilien. Archiv für Naturgeschichte. 43. Jahrgang. 1877.

82. van Wijhe, J. W., Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandlungen der k. Akademie zu Amsterdam. 1882.

86. —— Über die Nerven und Somiten im Kopfe von Vogel- und Reptilienembryonen. Zool. Anzeiger. Bd. IX. 1886. pag. 657—660.

89. —— Die Kopfregion der Cranioten beim Amphioxus, nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels. Anat. Anzeiger. Bd. IV. 1889. pag. 558—566.

92. Will, L., Die Anlage der Keimblätter beim Gecko. Zool. Jahrbücher. Abtheilung für Morphologie. Bd. VI. 1892.

98. Zimmermann, K. W., Über Kopfhöhlenrudimente beim Menschen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LIII. 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel III—VI.

Tafel III Fig. 1—9.

Alle Figuren sind nach Flächenpräparaten in 75facher linearer Vergrößerung gezeichnet.

Fig. 1. Lacerta viridis, rechte Hälfte.
Fig. 2. - - - -
Fig. 3. - - linke -
Fig. 4. - - - -
Fig. 5. - - rechte -
Fig. 6. Lacerta viridis, rechte Hälfte,
Fig. 7. Anguis fragilis, - -
Fig. 8. Lacerta agilis, - -
Fig. 9. - - linke -

Bezeichnungen:

aur Labyrinthbläschen,
extr.ant Anlage der vorderen Extremität,
hyp.m Anlage der Hypoglossusmuskulatur,
my.1, *2*, *3* u. s. f. erstes, zweites u. s. f. Myotom,
sp.g.1 erstes Spinalganglion,
v.my.f.6 sechster ventraler Myotomfortsatz.

Tafel IV. Fig. 10—23.

Für die Figuren der Taf. IV—VI gültige Bezeichnungen:

a vordere Einbuchtung des Entoderms,
a.br Arteria brachialis,
ao_1, ao_2, ao_3 erster, zweiter, dritter Aortenbogen,
aur Labyrinthbläschen,
c.i A. carotis interna,
ch Chorda dorsalis,
Coel Cölom,
d Darmlumen,
d↑ dorsal,
D_1 und D_2 dorsale Ausbuchtungen der Wandung d. Oculomotoriuskopfhöhle,
d.a dorsale Augenmuskelanlage, von D_2 ausgehend,
ect Ektoderm,
Fac' oberer Facialisast,
Fac'' unterer Facialisast,
fac.m Anlage der Facialismuskulatur,
gl.B dritter Bogen (Glossopharyngeusbogen),
gl.m Anlage der Glossopharyngeusmuskulatur,
hyoid.B Hyoid-(Facialis-)Bogen,
hy Rathke'sche Tasche,
k_1 Lumen der Oculomotorius- (ersten) Kopfhöhle,
m Gehirnwandung,
M ventrale Myotomkante,
mand.B Mandibularbogen,
m.b Mundbucht,
md, *mv* Anlage der dorsalen und ventralen (Streck- und Beuge-) Muskulatur der Extremität,
m.kn Muskelknospe,
m.obl.sup Musculus obliquus superior,
my Myotom,
m.pl. Medullarplatte,
m.z Mesenchymzellen, die in das Lumen der Kopfhöhle einwuchern,
n.d und *n.v* Nerven zur dorsalen und ventralen Muskulatur der vorderen Extremität,
o.c Augenblase,
p Perikard,
rect.inf. M. rectus inferior,
R.H Rachenhaut,
s hintere Ausbuchtung des Entoderms, von welcher aus in Fig. 23 ein feiner

Spalt in die terminale Zellmasse (*t.z.M*) eindringt,
s_1 dorsale Ausbuchtung des Entoderms,
sk Anlage des Skelettes der Extremität,
Skl Sklerotom,
tr.m Trigeminusmuskelanlage,
t.z.M terminale Zellmasse,
v ventrale Ausbuchtung der Wandung der Oculomotoriuskopfhöhle,
V.ac.musc von dem Vagus accessorius innervirte Muskulatur,
V.c Verbindungskanal zwischen den Kopfhöhlen,
V.h Vorderhirn,
V.str Verbindungsstrang zwischen den Kopfhöhlen,
x Cutis,
Z Zellstrang von der Wandung des Verbindungskanals, zwischen den Kopfhöhlen zum Entoderm hinziehend,
III N. oculomotorius,
V_1, V_2, V_3 erster, zweiter und dritter Ast des Trigeminus,
VII Facialis,
IX Glossopharyngeus,
X Vagus.

Figuren 10—14 beziehen sich auf die Entwicklung der Muskulatur im Bereich der vorderen (Fig. 10, 11, 12) und der hinteren (Fig. 13 u. 14) Extremität. Sämmtliche Figuren von Lacerta viridis. Vergrößerung 100fach.

Figg. 15—21. Sagittalschnitte durch Embryonen von Lacerta mit 1—3 Urwirbeln. 100fache lin. Vergr. Fig. 15. Lacerta muralis mit einem Urwirbel. Fig. 16—21. Lacerta viridis mit 1—3 Urwirbeln.

Fig. 22. Sagittalschnitt durch einen Kaninchen-Embryo mit 11—12 Urwirbeln.

Fig. 23. Sagittalschnitt durch einen Kaninchen-Embryo mit 14 Urwirbeln.

Tafel V Fig. 24—32.

Fig. 24. Querschnitt, Vorderkopf eines Embryos von Lacerta muralis mit 9 Urwirbeln. Vergr. 150 : 1.

Fig. 25. Querschnitt, Vorderkopf eines Embryos von Lacerta viridis mit 15—16 Urwirbeln. Vergr. 150 : 1.

Fig. 26. Querschnitt, Vorderkopf eines Embryos von Lacerta muralis mit 16 Urwirbeln. Vergr. 150 : 1.

Fig. 27. Querschnitt, Vorderkopf eines Embryos von Lacerta viridis mit 21—24 Urwirbeln. Vergr. 150 : 1.

Fig. 28. Sagittalschnitt durch einen Embryo von Lacerta viridis, nach Beginn der Muskelbildung an der Wand der ersten Kopfhöhle. Von dem Verbindungskanal (*V.c*) zieht ein Zellstrang (*z*) zum Entoderm. Vergr. 100 : 1.

Fig. 29 *a—d*. Sagittalschnitte durch die Kopfhöhle von Lacerta viridis im Beginn der Muskelbildung, *a* am weitesten median, *d* am weitesten lateral. Vergr. 300 : 1.

Fig. 30. Sagittalschnitt durch eine in Rückbildung begriffene Kopfhöhle von Lacerta viridis. Vergr. 300 : 1.

Fig. 31 und 32. Schnitte durch zwei Stadien von Lacerta viridis, parallel der Rautengrube. Fig. 31 stellt ein früheres Stadium dar als Fig. 32. Die Anlage der Trigeminusmuskulatur ist auf beiden Schnitten annähernd quer getroffen. Vergr. 100 : 1.

Tafel VI Figuren 33—40.

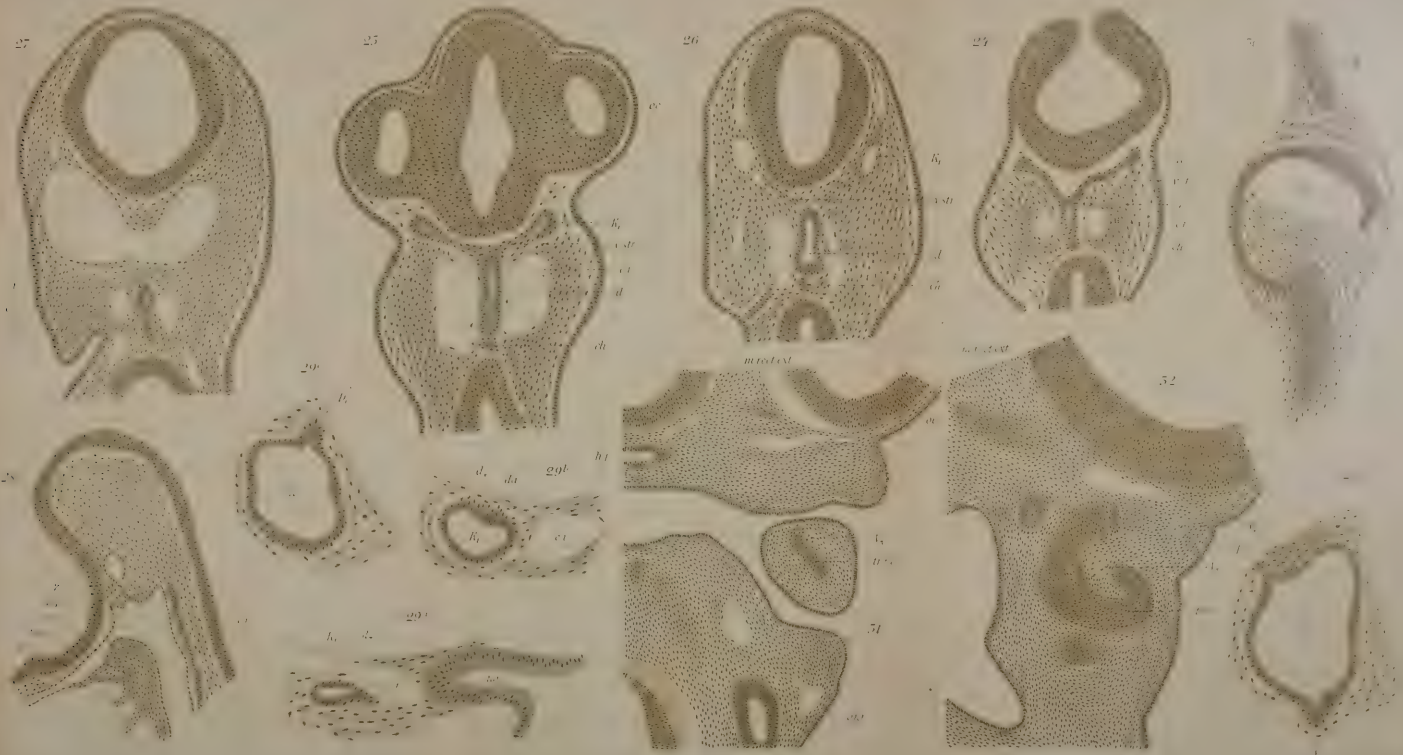
Fig. 33. Kombinirt aus Sagittalschnitten durch die Trigeminusmuskelanlage, zur Zeit, wo der Musculus obliquus superior von der dorsalen Partie der Anlage auszuwachsen anfängt. Der erste und dritte Ast des Trigeminus (V_1 und V_2) sind dargestellt. Vergr. 100 : 1.

Fig. 34 und 35. Querschnitte, Lacerta viridis, in der Höhe des Ursprungs des Trigeminus (Fig. 34) und des Facialis (Fig. 35). Anlage der Trigeminus- und Facialismuskulatur (*tr.m*, *fac.m*). Auf Fig. 34 die Anlage des M. rectus externus quer und diejenige des M. obliquus superior schräg angeschnitten. Vergr. 100 : 1.

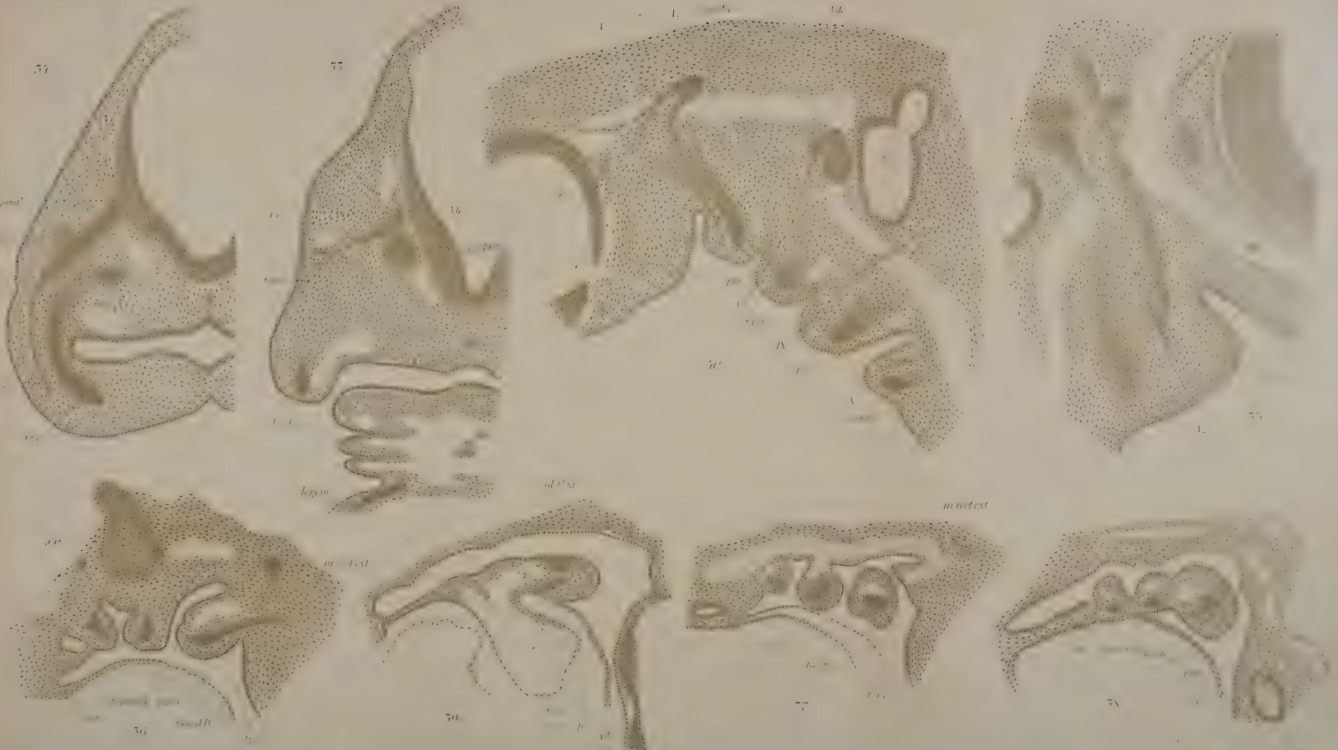
Fig. 36, 37, 38, 39. Sagittalschnitte durch die Kiemenbogenregion eines Embryos von Lacerta viridis mit 27—28 Urwirbeln. Fig. 36 am weitesten lateral, Fig. 39 ein Medianschnitt. Auf Fig. 36 sind die drei Muskelanlagen im Mandibularbogen, Hyoidbogen und Glossopharyngeusbogen angeschnitten (*tr.m*, *fac.m*, *gl.m*). Vergr. 100 : 1.

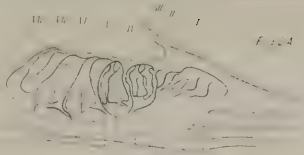
Fig. 40. Trigeminus, Facialis und Glossopharyngeusmuskelanlage, mit zugehörigen Nerven, aus einer Sagittalschnittserie kombinirt. Vergr. 100 : 1.

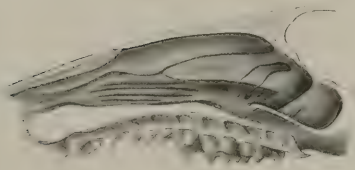
11
10
12
17
23
21
m kn.
13
14
22
18
20
15

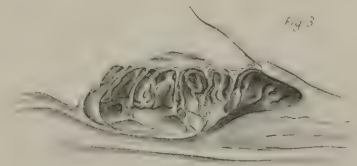


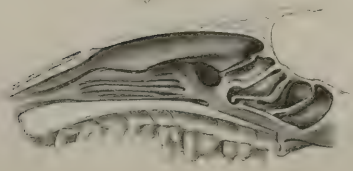
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

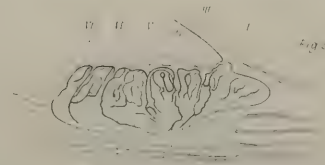

m rect ext











Wilhelm Engelmann

Die Segmentaldifferenzirung des menschlichen Rumpfes und seiner Extremitäten.

Beiträge zur Anatomie und Morphogenese des menschlichen Körpers.

Von

Louis Bolk,

Professor der Anatomie an der Universität Amsterdam.

IV.

Mit 4 Figuren im Text.

Zweiter Abschnitt.

Die Segmente der oberen Extremität.

Dritter Theil.

Beziehungen zwischen Metamerie und Muskeltopographie.

Einleitung.

Die Metamerie lehrt uns in Bezug auf die Extremität als Ganzes zwei Sachen, erstens lernen wir durch die spinale Innervation kennen, von welchem metameren Bezirk des embryonalen Körpers die Extremität ein Derivat ist, und zweitens, unter Zuhilfenahme der Verästelungsweise der Spinalnerven, welche Muskelmasse, welche Skeletfläche dabei ventral von der Anlageachse der Extremität gelagert war, respektive ventralwärts schaute, und welche dorsalwärts, und folglich welcher Rand als cranialer, welcher als caudaler zu deuten ist. Die Grenzlinie zwischen der Insertionszone der dorsalen und ventralen Streifen der radialen Randmyotome und die zwischen den homologen Streifen der ulnaren Randmyotome lassen uns den primitiven cranialen und caudalen Rand der Extremität wieder erkennen. Wir können uns überdies auf Grund der metameren Innervation eine Vorstellung machen, wie die Bildungsmasse, woraus die gesonderten

Muskeln entstehen, einst räumlich in der noch undifferenzirten flossenähnlichen Extremität neben einander gelagert war. Wir können also eine Einsicht erlangen in die primitive Topographie der Extremität als Ganzes und die der Bildungsmassen der Muskelgruppen und einzelnen Muskeln. Dadurch haben wir hinreichende Faktoren, um Ausgangsstadium und Endstadium mit einander zu vergleichen und so der Frage näher zu treten, welche Wanderungen, Torsionen und Rotationen haben stattgefunden, um die Extremität als Ganzes und jedes ihrer Glieder von dem primitiven in den definitiven Zustand überzuführen. Ich habe schon in der vorangehenden Abhandlung bei den unterschiedenen Knochen auf Grund ihrer Sklerozonie die stattgefundenen Torsionen in der Kontinuität angeführt. Ich werde auf dieselbe hier zurückkommen müssen hauptsächlich in Bezug auf die Frage, welchen Antheil diese Torsionen gehabt haben an dem Zustandekommen der schließlichen Beziehungen zwischen der Längsachse der Muskeln und jener der Extremität. Denn es ist selbstverständlich, dass, wenn ein Skelettheil sich um seine Längsachse dreht, die sich anheftenden Muskelursprünge oder Insertionen in Mitleidenschaft gezogen werden und dass dadurch eine Stellungsänderung zwischen Origo und Insertion eines Muskels ins Leben gerufen werden muss.

Es müssen also die Umbildungen am Skeletsystem einen Einfluss auf die Topographie der Muskeln haben. Die vorliegende Abhandlung nun bezweckt größtentheils, dem Antheil dieses Causalmoments an der Muskeltopographie nachzuspüren und dadurch in die Ätiologie der letzteren einzudringen. Wir werden sehen, dass dieser Faktor ein außerordentlich wichtiger ist. Am differenzirten Muskelsystem finden sich die Längsachsen der verschiedenen Muskeln verschieden gerichtet, hinsichtlich der Extremitätenachse und zu einander. Man vergleiche z. B. die des Pronator teres mit der des Flexor carpi ulnaris; beide, schräg zur Längsachse der Extremität gestellt, divergiren überdies distalwärts hinsichtlich einander. Es ist für die Kenntnis des Differenzirungsmodus der Muskulatur von größtem Gewicht, die Frage zu beantworten, in wie weit die Vorgänge am Extremitätenskelet selbst verantwortlich zu machen sind für die Divergenz oder Kreuzung unterschiedener Muskelachsen und für den schrägen Verlauf derselben hinsichtlich der Extremitätenachse.

Wir müssen uns immer dabei die in den vorangehenden Abhandlungen ins Licht gestellten metamerologischen Thatsachen und die daraus gezogenen Folgerungen vor Augen stellen und besonders

jene, dass das metamere Muskelbildungsmaterial nicht gemischt in die Extremitätenanlage einwuchert, doch in metamerer Anordnung. Wenigstens in einer Richtung wird uns dadurch sichere Andeutung von den primitiven Lagerungsverhältnissen geboten, und zwar in jener, in welcher die Myotomenstreifen in der Gliedmaßenanlage auf einander folgten, das ist in cranio-caudaler Richtung so lange die Extremität noch transversal vom Rumpfe absteht, in radio-ulnarer Direktion sobald die Extremität adducirt ist. Ein aus dem siebenten und achten Myotom gebildeter Muskel muss ursprünglich ulnar von einem solchen gelagert gewesen sein, der aus dem fünften und sechsten Myotom hervorging. Das ist eine Grundanschauung, welche uns in den Stand setzt, das Primäre in der Muskeltopographie zu erkennen und es vom Sekundären zu trennen. Und wie wir sehen werden, hat sich Primäres und Sekundäres, Ursprüngliches und Umgeändertes in der Topographie des Muskelsystems an mehreren Stellen der Extremität vermischt. Wie schon gesagt, werden wir in dieser Abhandlung versuchen, den Antheil zu bestimmen, welchen die Skeletumbildungen an dem Zustandekommen dieses Sekundären gehabt haben. Wir fangen dazu proximal an und werden allmählich weiter distalwärts schreiten.

Die Verschiebungen des Extremitätengürtels und ihre Folgen.

Eine Vergleichung des segmentalen Bezirks, worin die Anlage der Extremität stattgefunden hat, mit der Stelle, wo sie sich später am Rumpfe befindet, lässt sofort erkennen, dass sich die ganze Extremität nach ihrer Anlage in caudaler Richtung verschoben haben muss. Die Muskeln, welche ihr kontraktiles System zusammensetzen, sind Abkömmlinge des vierten bis neunten Myotoms, die Spinalnerven, welche ihre Haut innerviren, gehören dem vierten bis zehnten Segment an. In metamerer Hinsicht ist also die obere Extremität ein Produkt jenes Körpertheiles, welchen wir kurz als den caudalen Theil des Halses deuten können. Wenn wir also später die freie Extremität in einem mehr caudalen Bezirk mit dem Rumpfe vereinigt finden, wenn wir ihre Gürtel caudal vom ersten Brustsegment gelagert finden, so beweist uns dieses, dass sie nach ihrer Anlage aus ihrer primitiven Lagerung gerückt und caudalwärts verschoben ist.

Diese caudale Wanderung der oberen Extremität knüpft sich eng an die Entstehung des Halses an, eines Körperbezirks, der —

wenn wir von der dorsalen Muskulatur absehen — sich eben vom myologischen Standpunkt durch ein Hiat in der metameren Muskelanordnung des Körpers auszeichnet. Das aus dem zweiten bis vierten (oder dritten) Myotom hervorgegangene System des Rectus colli setzt sich neben der ventralen Medianlinie unmittelbar am Skeletprodukt des Brustsegments an. Alles zwischengelegene metamere Material hat, mit Ausnahme jener geringen Portion, welche zum Aufbau der Scaleni verwendet wird, ihre funktionelle Beziehung zum Rumpfe verloren, ist in die Sphäre der Extremitätenanlage einbezogen. Es verdient Überlegung, ob nicht das Einbeziehen des überwiegend größten Theils des fünften bis neunten Myotoms in die Extremitätenanlage in einem causalen Konnex mit der Winkelstellung zwischen Kopf- und Rumpfachse beim Embryo steht, wozu allerdings die starke Entfaltung des dorsal liegenden Gehirns wohl das vornehmste ätiologische Moment darstellen wird. Aber es ist doch zu bedenken, dass hier vier Myotome statt in der embryonalen Körperwand weiter ventralwärts auszuwachsen und die ventrale Medianlinie zu erreichen, in die lateral vom Körper abstehende Extremität einwuchern, wodurch an der Rückseite die Derivate dieser Segmente regelmäßig zum Längenwachsthum des Embryo beitragen, während an der ventralen Medianlinie zwischen Kopf- und Rumpfabschnitt Material vermisst wird, dessen Wachsthum an dieser Seite eine gleiche Längenzunahme bewirken würde. Die starke Krümmung im caudalen Abschnitt des Embryo, im Bereiche des metameren Bezirks der hinteren Extremität, fällt unter denselben Gesichtspunkt.

Es macht Beschwerde, die von dem oberen Extremitätengürtel ausgeführte Bewegung als einfache Rotation des Gürtels in der Articulatio sterno-clavicularis aufzufassen. Abgesehen davon, dass mit dieser Rotation eine dorsale Verschiebung des Schulterblattes verbunden sein muss, ist doch auch der ventrale Anheftungspunkt des Gürtels mit dem Rumpfskelet in caudaler Richtung verschoben. Dieses folgt schon daraus, dass die Ebene der Apertura thoracis ursprünglich nicht ventralwärts, sondern dorsalwärts schaut, das obere Ende der Sternalleiste fast gegen den Meckel'schen Knorpel stößt. Der obere Punkt der Sternalleiste findet sich in diesem Zustand in der Ebene des Körpers des siebenten Halswirbels (vgl. dazu His [1] III. pag. 125, Fig. 77, und Merkel [2], pag. 21). Das Brustbein muss später eine Senkung durchmachen und mit demselben die Extremitas sternalis claviculae. Dieselbe wird aber bei Weitem nicht so groß sein als die caudale Wanderung des dorsalen Theils des Gürtels,

dessen Anlage wir im Bereiche des vierten bis achten Segments zu suchen haben. Aus der oben genannten Figur von His folgt, dass dieser Forscher die mehr ventrale Lagerung der Scapula beim Embryo wahrgenommen hat, denn der Autor bildet diesen Skelettheil derart ab, dass er fast ganz cranial von der ersten Rippe gelagert ist.

Fragen wir nun, welche topographischen Erscheinungen — mit Ausnahme jener am Nervensystem — ätiologisch auf die ontogenetische Wanderung des Gürtels zurückgeführt werden können, so sind diese überraschend wenig.

Es sind gewiss mehrere topische Erscheinungen der Äste der Arteria subclavia auf die Verschiebung des Schultergürtels zurückzuführen, besonders jene, welche die sich am Schulterblatt festheftenden Muskeln speisen; allein zur richtigen Beurtheilung muss man erst mehr im Klaren sein über den eventuellen Verband der Subclaviaäste mit den ursprünglich in der Halsregion sich findenden Segmentalgefäßen. In dieser Hinsicht möchte ich hier nur auf eine einzelne Erscheinung hinweisen. Wenn Kollmann in seinem Lehrbuche der Embryologie (3) pag. 464 sagt: »Jene Arterie, welche unter dem segmentalen Halsgefäß der Anlage des sechsten Halswirbels entspricht, ist die Arteria subclavia«, so hat dieses gewiss Geltung für das Kaninchen, für den Menschen aber trifft dieses Verhalten nicht zu. In Hinsicht darauf, dass es vom metamerologischen Standpunkt wissenswerth ist, wo bestimmte Gefäße den Plexus brachialis durchbohren, habe ich diesem Punkt meine Aufmerksamkeit gewidmet. Die Arteria subclavia nun durchzieht beim Menschen meistentheils den Plexus brachialis derart, dass sie zwischen den ventralen Elementen des siebenten und achten Spinalnerven gefasst wird. Doch kommen auch Fälle vor, wobei sie in eine Schlinge von ventralen Fasern des siebenten Spinalnerven gelagert ist, also gleichsam diesen Nerv perforirt. In meiner folgenden Abhandlung wird dieser Punkt näher besprochen. Dadurch erweist sich die Arteria subclavia meistentheils als ein Derivat jenes Gefäßes, das, zwischen dem siebenten und achten Spinalnerven gelagert, wohl der Anlage des siebenten Halswirbels entsprach. Ich erwähne in Verbindung damit den Umstand, dass wir am Oberarm die Arteria brachialis ulnar (d. h. hinsichtlich der Anlagestellung caudal) von den Derivaten des fünften, sechsten und siebenten Myotoms gelagert finden.

Der M. omo-hyoideus legt in seinen topographischen Beziehungen Zeugnis ab von der stattgefundenen Wanderung des Schultergürtels,

insbesondere des Schulterblattes. In seinem von ventral oben nach dorsal unten gerichteten Verlauf zeigt er uns noch so zu sagen die Richtung, worin Ursprungs- und Insertionspunkt dieses Muskels hinsichtlich einander verschoben sind. Dieser Verlauf ist nicht ausschließlich als die Folge der Verschiebung in caudo-dorsaler Richtung des Anheftungspunktes an der Scapula zu betrachten, die Ausbildung des vorderen Halsdreiecks muss die Verlaufsrichtung dieses Muskels ebenfalls beeinflusst haben.

Dass aber die Verschiebung des Insertionspunktes in dorsaler Richtung an der Scapula eine nicht unansehnliche gewesen sein muss, geht aus folgender Erscheinung hervor. Der M. omo-hyoideus bildet sich aus dem ersten, zweiten und dritten Myotom, der hintere Bauch insbesondere aus dem zweiten und dritten. In scheinbarem Widerspruch dazu steht, dass alle sensiblen Nervenäste, welche die Haut des unteren Theils des Halses und der Schulterwölbung innerviren, den cranialen Rand des hinteren Muskelbauches passiren, also oberflächlich vom Muskel verlaufen. Die Nerven entstammen dem dritten und weiter — und darauf kommt es gerade an — in der Mehrzahl dem vierten Spinalnerven. Scheinbar findet sich in diesem Verhältnis eine segmentale Kontradiktion. Denn das ganze dritte Myotom war ursprünglich cranial vom vierten gelagert und damit selbstverständlich von dem Punkt oder den Punkten, wo die sensiblen Fasern des vierten Spinalnerven unter die Haut gelangten. Fand nun eine reine cranio-caudale Verschiebung von Muskelderivaten des zweiten und dritten Myotoms statt, so konnten dadurch niemals sensible Fasern des vierten Spinalnerven zu einer Lagerung kommen, wie wir sie am Halse bezüglich des M. omo-hyoideus antreffen. Denn bei einem derartigen Vorgang würden die Nervenfasern des vierten Spinalnerven durch die von oben kommenden Muskelmassen in die Tiefe gedrängt werden. Nicht ober-, sondern unterhalb des Muskelbauches müssen sie schließlich verlaufen wie die Elemente des fünften und der folgenden Spinalnerven, und desshalb am unteren Rande dieser Muskelmasse zum Vorschein kommen. Man muss sich nun diesen Zustand am Halse derart zu Stande gekommen denken, dass der Anheftungspunkt des M. omo-hyoideus an der Scapula mit derselben dorsalwärts verschoben ist, wodurch der Muskel gleichsam unter den Nervenfasern des vierten Spinalnerven hindurchgezogen ist. Will man den ursprünglichen Zustand rekonstruiren, dann denke man sich die Scapula unter Verkürzung der Clavicula so weit ventralwärts verschoben, dass die Insertionsstelle des M. omo-hyoideus

sich wenigstens etwas ventral von der Durchtrittsstelle der sensiblen Fasern zwischen den beiden Scaleni findet, und sodann cranialwärts gehoben.

Weiter finde ich an dem Muskelapparat keine Erscheinung, welche in der Wanderung des Extremitätengürtels ihre Erklärung findet. Wohl müssen die trunco-zonalen Muskeln dem Einfluss dieser Wanderung unterlegen haben, dieselben besitzen jedoch überdies die Fähigkeit, sich dem Rumpfskelet entlang selbständig zu verschieben. Das Primitive und Konservative, welches die Hauptcharaktere sind der Beziehung zwischen Muskulatur und Skelet der Extremität, findet sich in den Beziehungen zwischen Extremitätenmuskulatur und Rumpfskelet nicht wieder. Es wird also die Verschiebung des Gürtels wohl ein Moment von mechanischer Art gewesen sein für die definitive Richtung der trunco-zonalen Muskeln, wir vermögen aber nicht zu entscheiden, welcher Antheil diesem Faktor zuzuschreiben ist. — Die schräge Richtung des Sterno-cleidomastoïdeus ist bedingt theils durch die Senkung des Thorax, theils durch die Erhebung der facialen Partie des Schädels, und die damit verknüpfte Ausbildung des vorderen Halsdreieckes.

Mit der ontogenetischen distalen Verschiebung der oberen Extremität in Konnex stehend betrachte ich die Erscheinung des Vorkommens supernumerärer Milchdrüsen in der Axillarhöhle, ein Phänomen, das sein Gegenstück findet in dem Auftreten derartiger Gebilde an der Labia majora und an der Innenseite des Oberschenkels. Durch die Verlagerung der Extremität bezieht dieselbe allmählich einen Hautbezirk in sich, der ursprünglich der Brust zugehörte. Dass dieses auch embryonal noch stattfindet, folgt aus der Thatsache, dass wir in der Haut der Extremität einen Spinalnerv sich verästeln sehen, dessen zugehörendes Myotom an der Bildung der Extremitätenmuskulatur fremd bleibt, nämlich das zehnte. Schwer wiegt dabei der Umstand, dass, wie in der folgenden Abhandlung gezeigt werden wird, dieser Nerv sich noch verästelt in der Weise eines typischen Intercostalnerven, woraus wir den Schluss ziehen müssen, dass die ätiologischen Momente, unter deren Herrschaft die früheste Verästelung dieses Spinalnerven zu Stande kam, übereinstimmend waren mit jenen, welche bei den übrigen thorakalen Spinalnerven den bekannten Typus hervorriefen. Hierin sehen wir einen Grund, um den von diesem Spinalnerven innervirten Hautbezirke als ursprünglich dem Rumpfe zugehörend zu betrachten, später durch die ontogenetische Wanderung sekundär der Extremität einverleibt. Nun finden sich gerade die in der Achsel-

höhle auftretenden überzähligen Warzen innerhalb des Bezirkes dieses Spinalnerven.

Dieselbe Betrachtungsweise gilt für die auf der unteren Extremität und auf den Labia majora auftretenden Warzen. Der cranial an die erste Extremitätenanlage anschließende Bauchhautbezirk ist während dem weiteren Auswachsen der Extremität auf dieselbe übergegangen, was wohl in Konnex steht mit der bekannten cranialen Verschiebung der hinteren Extremität. —

Wenn man bei aufrechter Stellung und herabhängendem Arm die Sklerozonengrenzen auf der Scapula sich einzeichnet, so erblickt man, dass besonders die zu mehr caudalen Myotomen gehörigen mehr oder weniger von oben nach unten verlaufen, während an der Clavicula die Verlaufsrichtung eine medio-laterale ist (siehe Fig. 3 der dritten Abhandlung). Dieses möchte den Verdacht wecken, es sei, nach deren Anlage, die Scapula im Acromio-claviculargelenk hinsichtlich der Clavicula rotirt. Ohne einen derartigen Vorgang ganz in Abrede stellen zu wollen, darf man doch die sich abändernde Verlaufsrichtung der Sklerozonen auf dem Schultergürtel nicht ganz auf einen derartigen Process zurückführen. Viel mehr Gewicht muss hierbei gelegt werden auf den Umstand, dass im Bereiche des fünften und sechsten Sklerozon eine starke Flächenausdehnung der Scapularplatte zu Stande kam. Und dadurch würden allmählich die Insertionszonen des siebenten und achten Myotoms passiv in eine mehr vertikale Richtung übergeleitet.

Über die Topographie der Muskeln in der Umgebung der Articulatio humeri.

Versuchen wir erst den Stellungsänderungen der freien Extremität in der Articulatio humeri Rechnung zu geben. Wir werden uns hierbei leiten lassen durch die Lagerungsverschiedenheit des Ventroplanum im primitiven und definitiven Zustand.

Wenn die Extremität noch transversal vom Rumpfe absteht, verläuft die Längsrichtung des Ventroplanum senkrecht zur Medianebene des Körpers und wenn wir es später dieser Ebene in cranio-caudaler Richtung parallel verlaufend finden, so folgern wir hieraus als erste Stellungsänderung der ganzen freien Extremität eine Senkung derselben.

Durch diese Senkung, wodurch also die Extremität mit ihrer Längsachse der gleichgerichteten des Rumpfes entlang zu liegen

kommt, bleibt das Ventroplanum, und selbstverständlich die ventrale Muskulatur ventral gerichtet. Nun finden wir aber, dass beim aufrecht stehenden Menschen mit herabhängender oberer Extremität das Ventroplanum im proximalen Theil des Humerus, wie es uns in dem Sulcus intertubercularis gegeben ist, nicht rein ventralwärts schaut, sondern ventro-lateralwärts, was darauf hindeutet, dass nach vollendeter Senkung eine, sei es auch geringe, Auswärtsrotation erfolgt ist. Diese Rotation in dem Humeralgelenke nach außen schließt sich wohl an die sich abändernde Stellung der Scapula hinsichtlich der Körperebenen an. Bei der ursprünglichen Brustform, welche sich durch eine transversale Kompression kennzeichnet, findet sich doch die Scapula mehr sagittal gestellt, folglich ist die Gelenkfläche mehr ventralwärts gerichtet, während in Folge der Zunahme der transversalen Dimension der Brust, und der daraus resultirenden dorsoventral mehr abgeplattet erscheinenden Brustkorbform, die Scapula mehr transversal zu liegen kommt, desshalb die Gelenkfläche mehr lateral gerichtet erscheint. Auf diese Bewegung der Scapula antwortet der Humerus mit einer Auswärtsrotation.

Welche Beziehungen zwischen Muskelachsen und Skeletachsen, und welche topographischen Beziehungen der Muskeln zu einander sind nun auf diese von der freien Extremität in der Articulatio humeri vollführte Bewegung zurückzuführen.

Wie schon in der Einleitung hervorgehoben ist, ist die Topographie der Muskeln zu einander nur zu verstehen unter Rechnungtragung der metameren Anlage der Muskeln. Denn bei ihrer Anlage, das ist bei ihrer Abgrenzung in der metameren Masse, ist schon eine erste Lagerungsbeziehung zwischen den Muskeln gegeben, bildet sich doch der eine Muskel mehr cranialwärts, der andere mehr caudalwärts. Diese primären topischen Verhältnisse der Bildungsniveaus der unterschiedenen Muskeln bilden das Anfangsstadium der schließlichen topographischen Beziehungen, wenigstens in einer Richtung, nämlich in der cranio-caudalen Richtung. Principiell muss am Gliedmaßenskelet, wo der Muskel seine einst gewonnene Festheftung nicht aktiv abändert, diese Beziehung beibehalten werden, und sind Abänderungen nur zu deuten als die Resultanten von am Skelet sich abspielenden Processen. In so weit aber die Muskeln einen Anheftungspunkt oder -Linie am Rumpfskelet erobert haben, und sich über demselben hinschieben, können Abänderungen dieser primären cranio-caudalen Topographie eintreten. Es ist aber sehr bemerkenswerth, dass dennoch auch hier die Ab-

änderungen in sehr regelmäßiger Weise vor sich gegangen sind. Dieses Regelmaß lässt sich folgendermaßen formuliren: wenn die trunco-pterygialen und trunco-zonalen Muskeln der oberen Extremität während der Ontogenese sich dem Rumpfskelet entlang über einander hinschieben, so geschieht dasselbe immer so, dass der metamer craniale Muskel, sich über den metamer caudalen hinschiebt. Der oberflächliche Muskel ist immer der aus einem mehr cranialen Niveau herkömmliche. Das meist eklatante Beispiel dazu haben wir in der Muskulatur des Rückens zwischen Scapula und Wirbelsäule. Dort findet man in drei Etagen: den Trapezius, Rhomboïdes und Serratus posticus superior. Der meist oberflächliche Muskel, — der Trapezius — bildet sich aus den von dem N. accessorius innervirten Kopfmyotomen und dem zweiten und dritten oder zweiten bis vierten Halsmyotom. Auf Grund der Innervation und auf Grund der Materialvertheilung in dem verwandten M. sterno-cleidomastoïdeus kam ich in der ersten Abhandlung zu der Vermuthung, dass in dem genannten Muskel dem von den Kopfmyotomen herstammenden Material eine oberflächliche Lagerung zukam. Ich kann kein neues Beweismaterial zu dieser Vermuthung beibringen, so dass es immer nur eine auf den dort genannten Gründen beruhende Supposition bleibt, dass in diesem Muskel dem cranialen metameren Material eine oberflächliche Lagerung zukommt. Vergleichen wir nun aber die metamere Herkunft der drei in der Regio interscapularis superponirten Muskeln mit einander, so sehen wir, dass die tiefste Lage dem aus dem neunten und folgenden Myotomen gebildeten Musculus serratus posticus, eine mittlere Lage dem M. rhomboïdes, der sich aus dem fünften und sechsten Myotom bildet, zukommt, während der aus den meist cranialen Myotomen gebildete M. trapezius die zwei genannten überdeckt. Bei diesen drei Muskeln bestätigt sich desshalb das oben beschriebene Verhältnis in vollkommener Weise.

Weitere Beispiele findet man in der Superponirung des M. latissimus dorsi mittels des M. trapezius, in die topographischen Verhältnisse des Pectoralis minor und major, wo wir den metamer caudalen kleinen Brustmuskel von dem metamer cranialen großen überdeckt finden. Schließlich darf noch hingewiesen werden auf die Topographie des Sterno cleido-mastoïdeus und omohyoïdeus, des Trapezius und Levator scapulae, und aus der Affenmyologie auf die Beziehung zwischen Trapezius und Omocervicalis.

Der Vollständigkeit wegen muss ich aber auf eine aus der Affenmyologie entlehnte Ausnahme hinweisen. Bei einigen darauf von

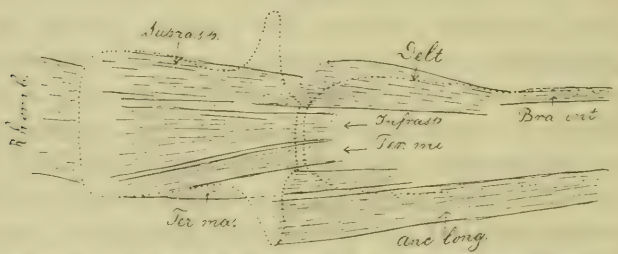
mir untersuchten Objekten (Cynocephalus, Cercopithecus und Inuus) dehnt sich der am Oberarme inserirende Hautmuskel bekanntlich dorsalwärts aus und bedeckt den Latissimus dorsi, obgleich der Hautmuskel, als aus dem neunten und zehnten Myotom gebildet, einem mehr caudalen metameren Niveau entspringt als der Latissimus dorsi, welcher aus dem sechsten, siebenten und achten Myotom hervorgegangen ist. Hier findet sich desshalb ausnahmsweise das metamer caudale Produkt oberflächlich vom metamer cranialen. Noch in anderer Richtung bildet dieser Hautmuskel eine Ausnahme von den allgemeinen Verhältnissen. Dieser Muskel nämlich, für welchen vielleicht die Benennung M. stelo-cutaneus eine passende sein würde, ist wenigstens bei den genannten Formen ein exquisit ventrales Gebilde. Verfolgt man seinen, den Nn. thoracici anteriores angeschlossenen Nerv, so sieht man, dass derselbe ganz ventral aus dem Plexus entspringt, in demselben Niveau wie die genannten Nerven für den vorderen Brustmuskel. Er verbindet sich unmittelbar mit dem Nervenast, welcher die caudale Portion des Pectoralis major innervirt. Der Hautmuskel ist also zweifelsohne ventraler Herkunft, und doch überdeckt er den dorsalen M. latissimus dorsi. Dieses ist eine Ausnahme von den sonst bestehenden topographischen Beziehungen zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur. Die Beziehung zur Haut macht uns die beiden umschriebenen Eigenthümlichkeiten, wodurch der Muskel sich auszeichnet, verständlich. Auf Grund der Innervation, auf Grund der metameren Anlage, welche sich unmittelbar caudal an das Bildungsniveau der Pectoralmuskeln anschließt, sehe ich in diesem Hautmuskel ein dieser Gruppe zugehörendes Gebilde, das Beziehung zur Haut erlangte und in ventrodorsaler Richtung sich darin ausbreitete. Dieses gilt jedoch nur für die oben genannten Formen, bei anderen Affen fand ich variirte Verhältnisse, wie aus einer in Vorbereitung stehenden Arbeit über den Plexus brachialis der Primaten hervorgehen wird.

Versuchen wir uns jetzt die Topographie der zono-stelepodialen Muskeln verständlich zu machen. Wir werden dabei in der Weise vorgehen, dass wir erst, an der Hand ihrer metameren Anlage, die primitive Topographie des Muskelbildungsniveaus festzustellen versuchen, in dem Stadium, worin die Extremität noch transversal vom Rumpfe absteht. Sodann werden wir die Frage beantworten, welche Abänderungen haben die in der Articulatio Humeri vollzogenen Stellungsänderungen der Extremität in dieser primitiven Topographie zur Folge gehabt. Wir fangen an mit der Muskulatur, welche von der

Außenfläche der Scapula zur Extremität verläuft. Fig. 1 wird uns hierbei führen. Darin ist unter Zugrundelegung der Scapularanlageform, welche ich in meiner letzt veröffentlichten Abhandlung abgeleitet habe, angedeutet, wie die primitiven Muskelmassen, ihrer metameren Anlage gemäß, bei noch transversal abstehender Extremität sich verhalten, wenn wir den Embryo von der Rückenfläche beobachten.

Am meisten cranialwärts findet man den Musculus supraspinatus als Bildungsprodukt des vierten und fünften Myotoms. In caudaler Richtung schließen sich demselben der M. infraspinatus und der Teres minor an, beide aus dem fünften und sechsten Myotom. (Der mehr caudale Charakter des Teres minor dem Infraspinatus gegenüber zeigt sich in jenen Fällen, in welchen erstgenannter Muskel kein Material des fünften Myotoms in sich fasst, dagegen mit dem siebenten Myotom in genetischer Beziehung steht.) In derselben Reihenfolge nun, in

Fig. 1.



Anordnung der dorsalen zonopterygialen Muskelanlagen, von der Rückenseite betrachtet. Die Extremität noch transversal abstehend gedacht. Die Skeletumrisse punktirt angedeutet.

welcher die Muskeln von der Scapularplatte Ursprung nehmen, heften sie sich auch bei noch transversal stehender Extremität an dem Humerus fest. Am meisten cranial liegt die Insertion des Supraspinatus, am meisten caudal jene des Teres minor.

Am Teres minor, schwanzwärts sich anschließend, Ursprung nehmend von dem caudalwärts gerichteten Fortsatz der Schulterblattanlage, findet sich die Muttermasse des Anconaeus longus, welcher aber mit dem Humerus nicht in Verbindung tritt, sondern caudal von dessen Blastem distalwärts weiter in die Extremitätenanlage hinein verläuft, um an einer mehr distalen Stelle sich mit dem Blastem des Zeugopodiums zu verbinden. Der Übersichtlichkeit wegen ist in der Figur eine Lücke freigelassen zwischen Teres minor und Anconaeus longus, damit nicht der Teres major ganz verdeckt würde.

Aus einer mehr oberflächlichen Muskelmasse des fünften und sechsten Myotoms legt sich der M. deltoïdes an. Die oberflächliche Natur der

Matrix dieses Muskels erhellt aus seiner Anheftung an der Clavicula, die sich nicht innerhalb der Myotommasse, sondern zwischen deren Außenfläche und der Haut gebildet haben muss. Bekanntlich liegen hierzu ontogenetische Beobachtungen vor, und konnte ich in meiner letzten Abhandlung (Morph. Jahrb. Bd. XXVII. pag. 501) auf eine Erscheinung hinweisen, welche in Konnex mit dieser Anlage steht. Der Deltoïdes wird dadurch mit seiner aus dem fünften Myotom herstammenden Portion der oberflächlichste, und am meisten cranial von der Scapula zur Mitte des Humerus ziehende Muskel sein. Da es ein rein dorsaler Muskel ist, muss sich die Insertion ursprünglich ganz an der dorsalen Fläche des Humerusblastem gefunden haben.

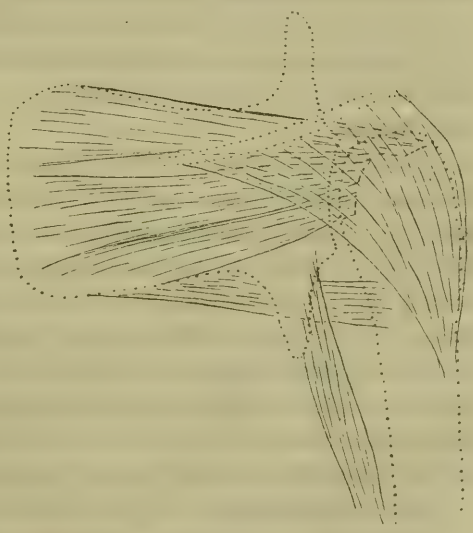
Es bleibt uns jetzt noch die Topographie der Bildungsmasse des Teres major übrig. Dieser Muskel bildete sich bei meinem Individuum nur aus dem sechsten Myotom. In den meisten Fällen aber kommt dazu noch Material des siebenten, wie mir aus eigener Erfahrung bekannt ist und eben so von anderen Autoren (Paterson, Herringham) berichtet wird. Die Bildungsmasse des Muskels findet sich desshalb caudal von jener des Teres minor. Doch muss dieser Muskel sich auch aus einem mehr tieferen Niveau gebildet haben als der minor, denn während der Teres minor der Außenfläche der Scapularanlage folgt, streift die Muttermasse des major die Innenfläche des caudalen Processus der Scapularanlage. Ich gründe diese Annahme auf die Überlegung, dass später, wenn in Folge von Wachsthumsvorgängen an der Scapula dieser Processus schwindet, nur durch die, dem M. anconaeus longus zum Ursprung dienende Tuberositas infraglenoidalis sich in ihrem rudimentären Verhalten zeigt, von dieser primitiven topographischen Beziehung zur Scapula zwar nichts mehr wahrzunehmen ist, aber statt dieser tritt dann die Lagerung der Sehne des Teres major bezüglich des Anconaeus longus als Zeuge des primären Verhaltens auf. Sowie der Muskel längs der Innenfläche des Processus, und folglich auch von der, von demselben Ursprung nehmenden Masse des Anconaeus longus verlief, so finden wir auch später die Sehne des Teres major der Innenfläche des Anconaeus longus anliegen, gerade in Gegensatz zu jener des Teres minor. Es nähert sich dadurch das Bildungsniveau des Teres major in seiner Tiefenlage jenem der Subscapularis. Beide Muskeln gehören ein und demselben Muskellager zu, was sich noch kund giebt aus der gemeinschaftlichen Innervation beider Muskeln durch die Nn. subscapulares. Ich schließe mich denn auch ganz der Meinung von Eisler (4) an, wenn dieser Autor auf Grund vergleichend anatomischer Beobachtungen behauptet,

der M. teres major gehöre zur Subscapulargruppe. Nur bei dieser Auffassung wird uns die Topographie der Sehne des Teres major zum Anconaeus longus in Verband mit der metameren Anlage beider Muskeln verständlich. Erscheint später der Teres major als ein accessorischer Kopf des Latissimus dorsi, so findet dieses wohl darin seinen Grund, dass Subscapularis, Teres major und Latissimus dorsi, drei Sonderungsprodukte ein und desselben Muskellagers sind, wofür nicht nur die Innervation aus den Nn. subscapulares eintritt, sondern eben so die metamere Herkunft. Vom oberen Rande der Subscapularis bis zum Unterrande des Latissimus folgen die Myotome 5, 6, 7 und 8 regelmäßig auf einander. Man hat sich nun vorzustellen, dass eine erste Sonderung die Trennung von Subscapularis und Latissimus dorsi zur Folge hat, sodann sah erstgenannter Muskel seine caudale Portion selbständig werden. Diese letztere Specialisation würde wohl in der Hand gewirkt, durch den Umstand, dass das tiefe Muskellager, woraus die drei genannten Muskeln hervorgingen, perforirt wurde durch die Nerven und Gefäße, welche das mehr oberflächliche, eben so aus dem fünften, sechsten und siebenten Myotom gebildete Muskellager, woraus der Deltoides und Teres minor sich differenzirten, versorgten. Die Stelle, wo diese Gefäßnervenbahn das tiefe Lager durchsetzte, dehnte sich zur Spalte aus und trug derart zur Specialisirung der distalen Portion des primitiven Subscapularmuskels und zur Entstehung des Teres major als gesonderter Muskel bei. Für die Geschichte dieser Muskelgruppe fand ich bei Propithecus diadema sehr werthvolle Dokumente. Der Latissimus dorsi wurde von einem ganz gesonderten N. subscapularis innervirt, der sich nur an den genannten Muskel verzweigt. Es besteht kein Zusammenhang zwischen Teres major und Latissimus dorsi. Die Sehne des letztgenannten Muskels verläuft über den medialen Rand des Humerus, und inserirt an der Spina tuberculi majoris, unmittelbar unter der Sehne der Brustmuskelgruppe. Der Teres major ist nur durch einen schmalen dreieckigen Spalt von der Sehne des Subscapularis getrennt, durch diesen Spalt treten der N. axillaris und Gefäße. Nur ein kleiner Zwischenraum trennt die Insertion des Teres major an der Spina tuberculi minoris von jener des Subscapularis am Tuberculum minus. Der Teres major entspringt zum größten Theil von einer Sehne, welche sich zwischen ihn und die Masse der Subscapularis erstreckt, nur eine schmächtige Portion kommt vom Unterrande der Scapula, in der Nähe des Angulus inferior scapulae. Innervirt wurde der Muskel von einem N. subscapularis, welcher schon zum unteren Theile der Subscapularis Äste ge-

schickt hat. Propithecus weist desshalb ein sehr junges Stadium der Sonderung des Teres major von der Subscapularis auf, und erweist die nähere Verwandtschaft beider Muskeln. Phylogenetisch ist der Teres major nicht als ein accessorischer Kopf des Latissimus, sondern als ein Spaltungsprodukt der Subscapularis zu deuten, der, um familiäre Termini zu verwenden, seiner Mutter untreu geworden ist, um sich seiner Mutter Schwester anzuschließen.

Kehren wir nach diesem Exkurs wieder zu der primitiven Topographie der Muskeln zurück. Wir haben oben gesehen, was uns die metamere Anlage der dorsalen zono-stelepodialen Muskeln hinsichtlich ihrer ursprünglichen Lagerungsverhältnisse lehrt. In der folgenden Abhandlung wird näher aus einander gesetzt, wie unmittelbar mit dieser Topographie jene der Nerven in Beziehung steht, wenn wir der metameren Zusammensetzung derselben Rechnung tragen.

Fig. 2.



Erklärung im Text.

Jetzt ist die Frage zu beantworten, welchen Einfluss die aus dem Verhalten des Ventroplanum geschlossenen Stellungsänderungen der Extremität an der Articulatio humeri auf diese Topographie ausübte. Zur Beantwortung wird Fig. 2, bei der die Extremität gesenkt dargestellt ist, uns leiten. Nehmen wir an, dass sich die Senkung ziemlich rein um eine sagittale Achse vollzog, dann werden folgende Umänderungen der Muskelinsertion daraus resultiren. Die Insertionsstelle des M. supraspinatus, einst am meisten cranial und proximal am Humerus gelagert, wird nun aus seiner cranialen in eine laterale Beziehung zur Längsachse des Humerus übergeführt, jene des Teres minor, ursprünglich proximal und caudal gelagert, kommt hinsichtlich jener des Supra- und Infraspinatus in eine mediale Lagerung, letztgenannter behält seine mittlere Lage bei. Statt also in cranio-caudaler Richtung auf einander zu folgen,

finden sich in Folge der Senkung die Insertionsstellen in einer lateromedialen Linie. Zugleich hat sich die Verlaufsrichtung der Muskelachsen und Skeletachsen geändert. Verlief die Skeletachse der freien Extremität ursprünglich in der Verlängerung der Achsen der drei genannten Muskeln, so bilden letztere nach Senkung einen Winkel mit jener des Humerus. Hand in Hand damit geht eine Abänderung der mechanischen Effekte der Muskelkontraktion auf die Extremität. So lange die Extremität noch transversal vom Rumpfe absteht, würde die Kontraktion der genannten Muskeln eine dorsale Hebung derselben zur Folge haben, nach vollendeter Senkung wird der Effekt eine Auswärtsrotation sein müssen.

Für diese Muskelgruppe haben sich nun die originellen Verhältnisse am Humerus ziemlich rein bewahrt. Heben wir die Extremität transversal vom Körper, machen wir also die ontogenetische Stellungsänderung rückgängig, dann bringen wir die Insertionsflächen der drei Muskeln auf dem Tuberculum majus wieder in ihre ursprüngliche Beziehung zu der Körperebene zurück, am meisten cranial findet sich die Insertion des Supraspinatus, am meisten caudal jene des Teres minor.

Der Deltoides hat durch die Adduktion der Extremität seine einst craniale Insertionsfläche in eine laterale übergeführt und wird dadurch zu einer Muskelmasse, die dem proximalen Theil des Humerus und der Gelenkkapsel wie eine Kappe aufsitzt, wobei berücksichtigt werden muss, dass durch die Verlängerung der Clavicula und der Spina scapulae, das heißt durch die Vergrößerung der Ursprungslinie bei einem Beschränktbleiben der Insertionsfläche am Humerus, der Muskel eine dreieckige Gestalt bekommt. Auch hier ist der ursprüngliche Zustand durch einfache Hebung der Extremität bis in die Horizontalebene leicht wieder hervorzurufen.

Am meisten ändern sich in Folge der Senkung die Richtungen der Muskelachsen des Teres major und Anconaeus longus hinsichtlich einander und des erstgenannten hinsichtlich der Humerusachse. In ihrem ersten Zustand findet sich die Muskelmasse des Teres major wohl tiefer als jene des Anconaeus longus, aber die Längsachsen der beiden Muskeln verlaufen noch in einer Richtung. Da nun aber der Teres major proximal am Humerus inserirt, der Anconaeus longus aber viel weiter distal seine Anheftung findet, muss sich in Folge der Adduktion ein Winkel zwischen den Achsen beider Muskeln bilden.

Durch die Senkung der Extremität allein wird aber die Beziehung der Insertionsstelle dieses Muskels hinsichtlich der Längsachse des

Humerus nicht erklärt. Denn der Teres major ist ein dorsaler Muskel, hat sich also ursprünglich an der dorsalen Fläche des Humerusblastems festgesetzt. Durch einfache Senkung nun bleibt diese Fläche doch immer noch dorsal gerichtet und war nicht ein anderer Vorgang dazu getreten, so musste man am erwachsenen Humerus die Insertion des Teres major noch an der Dorsalfläche finden. Dieses ist keineswegs der Fall, bei herabhängendem Arm liegt die Insertion auf der Vorderseite. Die Beziehung des Insertionspunktes dieses Muskels zur Längsachse des Extremitätenskelets ist desshalb am erwachsenen Knochen eine andere, als sie hinsichtlich der Achse des axialen Blastems war. Hier war die Beziehung eine dorsale, dort ist sie eine medio-ventrale.

Hat sich dann die Sehne des M. teres major (zugleich mit jener des Latissimus dorsi) aktiv verschoben von der Hinterfläche des embryonalen Humerus auf dessen Vorderfläche oder ist diese Umänderung der Lagerungsbeziehung eine Folge von Wachsthumsvorgängen im sich differenzirenden Humerus?

Ich benutze diese mir von dem Teres major gebotene Gelegenheit, um meine Auffassung der ontogenetischen Entwicklungsweise der Extremitätenmuskeln näher aus einander zu setzen. So sehr ich von einer aktiven Wanderung des Ursprungs der trunco-pterygialen Muskeln während der Ontogenese dem Rumpfskelet entlang überzeugt bin, so sehr muss ich jede aktive Wanderung von Muskelinsertionen am Skelet der Extremität während der Ontogenese mit Bestimmtheit von der Hand weisen. Es behält an der Extremität ein Muskel seine einst gewonnene Insertionsstelle mit dem strengsten Konservativismus bei. Die primitive Lagerung der metameren Muskelbildungsmassen, die Stellungsänderungen der Extremitätenknochen und die Wachsthumsvorgänge in den Knochen sind die Momente, welche die definitive Topographie des Muskelsystems an der Extremität herbeiführen. Ich komme hier in Konflikt mit herrschenden Ansichten. Für meine Auffassung führe ich aber erstens an, dass bisher noch keine thatsächliche Beobachtung einer ontogenetischen Wanderung von Muskeln am Extremitätenskelet der höheren Wirbelthiere vorliegt, und daneben eine Menge zum Theil vollständig erfolgter phylogenetischer Muskelwanderungen. Durch diesen Gegensatz kommt der hier verfochtenen Ansicht eine tiefere Bedeutung zu, wenn wir dieselbe an dem Inhalt des biogenetischen Grundgesetzes prüfen. Es steht doch mit demselben nicht im Einklang. Und dennoch ist dieser Widerspruch nicht ein so scharfer, wie er oberflächlich zu sein scheint.

Denn man bedenke, dass die Entwicklung unter der Herrschaft zweier Faktoren zu Stande kommt, des cänogenetischen und des palingenetischen. Für die verschiedenen Organe, Systeme und Körpertheile wirken diese beiden Faktoren immer in wechselnden Verhältnissen zusammen, hier sehen wir den palingenetischen Faktor stark in den Vordergrund treten, dort ist sein Einfluss fast ganz von dem Vorherrschen des cänogenetischen verschleiert. Ich könnte nun auch meine Ansicht hinsichtlich der ontogenetischen Entwicklung des Muskelsystems der Extremität in folgender Weise zum Ausdruck bringen: bei der ontogenetischen Differenzirung des Muskelsystems der Extremität ist der palingenetische Faktor gleich Null geworden, das System rekapitulirt keine phylogenetisch ältere Stadien. Wählen wir z. B. zur Verdeutlichung einer der am besten phylogenetisch verfolgbaren Wanderungen den Ursprung eines Muskels, den bekanntlich von Ruge (5) verfolgten M. extensor digitorum communis brevis des Fußes, von welchem sich bei niederen Formen der Ursprung auf dem Unterschenkel findet und von hier aus allmählich distalwärts auf den Fußrücken rückt. Dieses Herabrücken nun findet meiner Ansicht nach ontogenetisch beim Menschen nicht mehr statt. Sobald sich die Differenzirung des Muskelsystems einstellt, bekommt der Muskel seine Beziehung zum Blastem des Fußes. Es treten nun bekanntlich beim Menschen mehrere Varietäten auf, welche noch Zeugnis von dem phylogenetischen Process ablegen, allein diese Varietäten sind nicht Zeugnis einer supponirten Wanderung der Muskelmasse während der Ontogenese, sie sind wahre atavistische Erscheinungen, dadurch entstanden, dass eine geringe Portion der Muskelbildungsmasse aber nun auch schon beim Einsetzen der Differenzirung derartige Beziehungen zum Skelet oder zu Nachbarmuskeln erlangt, wie es dieser Portion einst in einem phylogenetisch jüngeren Stadium als normales Verhalten zukam.

Als ein Beweis gegen eine etwaige ontogenetische Rekapitulirung phylogenetisch älterer Stadien bei der Muskeldifferenzirung der Extremität führe ich ein Grundphänomen bei der Entwicklung der Extremitäten an, nämlich die metamere Umbildung des Muskelsystems. Wie es zum ersten Male so schön von Fürbringer gezeigt worden ist, ist die phylogenetische Wanderung der Extremitäten mit der Erscheinung verknüpft, dass jeder Nervenstamm, jeder Muskel für sich aus fortwährend anderen Segmenten sich bildet, abändernd in der Richtung, in welcher die Extremität sich bewegt. Eben diese Erscheinung ist ein Zeuge gegen eine Rekapitulation. Wählen wir,

um dieses zu beleuchten, einen konkreten Fall. Innerhalb der Ordnung der Primaten vollzieht die untere Extremität eine Verschiebung in cranialer Richtung. Der Rumpf wird kürzer, die untere Extremität findet sich beim Menschen dem Kopfe um zwei oder drei Segmente näher als z. B. bei den Cercopitheciden. Bei den Prosimiae wird diese Differenz noch größer. Man vergleiche hierzu die Arbeiten von Ruge (6, 7). Wird nun beim Menschen auch noch, wie es sich einer eventuellen ontogenetischen Wiederholung gemäß erwarten ließe, die Extremität erst in der gleichen Segmentzahl wie beim Cercopithecus angelegt? Kommt es in diesen Myotomen zu einer bestimmten Phase der Muskeldifferenzirung, während eine intersegmentale Wanderung cranialwärts sich erst nachher einstellt? So etwas lässt sich für die Extremität der höheren Wirbelthiere mit ihrem hochdifferenzirten Muskelsystem nicht vorstellen, denn man bedenke, dass bei einer derartigen Wanderung jeder Muskel sich fortwährend von Neuem bilden muss. Das Material, das bei der Anlage zur Bildung eines cranialen Randmuskels beigetragen hat, muss sich nach abgelaufener Wanderung in einem um zwei Segmente mehr caudal gelegenen Muskel wiederfinden; cranialwärts muss die Extremität sich fortwährend neues Material aus den zwei kopfwärts liegenden Myotomen einverleiben, welche schon theilweise in der Muskulatur der Bauchwand differenzirt waren, caudal verliert die Extremität das schon zum Theil in Extremitätenmuskulatur differenzirte Material, das nun wieder in eine andere Entwicklungsrichtung gedrängt werden muss, n. l. zum Aufbau der Schwanz- und Perinealmuskulatur. So etwas lässt sich nicht denken, denn welche ganz wunderbaren Wege müssen dann nicht die Muskelnerven zu beschreiben anfangen. Überdies vollführte die Extremität noch ontogenetisch ihre phylogenetische intersegmentale Wanderung, dann müsste der Extremitätenplexus diese Wanderung mitmachen und bei jüngeren Embryonen sich mehr distal finden als bei älteren. Aber wie ist so etwas möglich? Bei Cercopithecus mit seiner metamer mehr caudalen Extremität ist der 17. thoraco-lumbale Spinalnerv noch ganz ein prozonaler Nerv, verläuft vor dem Beckenring hin, beim Menschen mit seiner um zwei Segmente höher gerückten Extremität ist der gleichzählige Nerv ganz metazonal. Acceptirt man eine ontogenetische Wiederholung der phylogenetischen Wanderung, dann muss man es vorstellbar machen, auf welche Weise Nervenfasern, welche anfänglich vor dem Beckenring verlaufen, später hinter denselben gerathen. Eine schwierige Aufgabe, wie ich meine. In seiner Arbeit über die Umbildungen

des Nervenplexus tritt Fürbringer für eine ontogenetische Wanderung der Vorderextremität der Vögel, einschließlich der Wanderung des Brachialplexus, ein. Der angeführte Grund aber ist ein sehr schwacher, er beruht nur auf einem einzelnen, nicht ganz einspruchsfreien Befund, und ich kann mir schwer vorstellen, dass der gelehrte Autor nach alle dem was seit dem Erscheinen seiner Arbeit, angeregt durch sie, auf dem Gebiete des peripherischen Nervensystems, insbesondere des Plexus, erschienen ist, seine ursprüngliche Ansicht noch beibehalten hat. Denn es gilt hier einer principiellen Frage, nimmt man es für die Vorderextremität der Vögel an, so kann man es für die Hinterextremität der Primaten nicht von der Hand weisen.

Anders liegen die Verhältnisse bei der Fischflosse, insbesondere der Selachii. Hier lässt sich die Möglichkeit sehr gut vorstellen, dass die Flosse an dem einen oder anderen Rande, als Wiederholung eines phylogenetischen Processes, während der Ontogenese sich segmental verschmälert und auf diese Weise den phylogenetischen Wanderungsprocess kund giebt. Derartige Erscheinungen sind von Braus gezeigt worden (8). Durch die ganz einfache Differenzirung des Muskelsystems ist hier der Sachverhalt ein ganz anderer. Ich komme also zu dem Schlusse, dass bei den höheren Vertebraten die metamere Umbildung, welcher das Muskelsystem der Extremität phylogenetisch unterliegt, ontogenetisch nicht wiederholt wird. In dieser Richtung giebt es keine Rekapitulation. Das Muskelsystem differenzirt sich unmittelbar aus jenen Myotomen, welche uns am erwachsenen Individuum durch den Spinalnerven gezeigt werden. Nur die individuell variirte intersegmentale Anlage legt von der durchgemachten phylogenetischen Wanderung Zeugnis ab.

Kehren wir zu unserem Ausgangspunkt zurück, dann sehe ich also in der Thatsache, dass die Extremität ontogenetisch metamer unmittelbar an jener Stelle angelegt wird, welche für die Species typisch oder normal ist, einen weiteren Beweis, dass die Differenzirung des Muskelsystems der Extremität nicht unter der Herrschaft des phylogenetischen Entwicklungsfaktors steht. Die metamere Umbildung von Muskeln und Nervenplexus ist ein ausschließlich cänogenetischer Process.

Ein weiteres Bedenken gegen eine Rekapitulation entlehne ich der metameren Anlage der einzelnen Muskeln. Ich wähle als Beispiel zur Begründung dieses Bedenkens den M. glutaeus maximus, einen Muskel, der bekanntlich bei niederen Affen schwach entwickelt, beim Menschen zu einer gewaltigen Verstärkung gelangt. Mit dieser

Volumzunahme ist aber noch eine andere Erscheinung gepaart, der Muskel nämlich ist beim Menschen immer trimer, kann selbst ein quadrimeres Gebilde sein, bei den niederen Affen ist er dimer, kann selbst monomer sein. Die starke phylogenetische Entwicklung des Muskels verbindet sich desshalb mit einer intersegmentalen Ausbreitung des Bildungsniveaus. Aber auch dieses spricht dafür, dass der Muskel bei seiner Anlage phylogenetisch jüngere Stadien nicht wiederholt, denn in solchem Falle würde der Muskel auch beim Menschen bei seiner Anlage mono- oder dimer sein.

Dies sind einige Bedenken, welche ich gegen eine ontogenetische Wiederholung phylogenetisch älterer Stadien bei der Differenzirung des Muskelsystems der Extremität habe. Kehren wir nach dieser Stellungnahme zum M. teres major zurück.

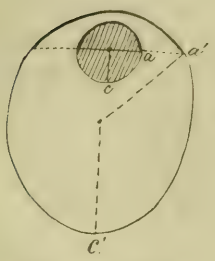
Wie gesagt musste man erwarten, dass dieser Muskel seiner dorsalen Anlage gemäß an der Hinterfläche des Knochens sich inseriren würde, die ursprüngliche Festheftung fand sich doch an der Dorsalfläche des Humerusblastems und nach einfacher Senkung verblieb dieselbe dorsal. Wie können wir uns nun vorstellen, dass, wenn der Muskel nicht aktiv seine Insertionsstelle von der Dorsalfläche auf die Ventralfläche zu verschieben im Stande ist, dieselbe doch während der Entwicklung in eine andere Beziehung zur Längsachse des Humerus geräth? Ich muss hierzu auf eine ontogenetische Erscheinung weisen, die wohl im Allgemeinen bekannt, aber in Einzelheiten ontogenetisch noch wenig verfolgt worden ist. Es ist nämlich der Umstand, dass bei der periostalen Verknöcherung der Diaphyse der Röhrenknochen die Intensität der Dickenzunahme des Knochenmantels nicht in allen Radien eines Querschnittes die gleiche ist. Während an der einen Seite die Verdickung des Knochencylinders sehr rasch vor sich geht, ist an der entgegengesetzten Seite die Knochenlamelle kaum vorhanden. Es gewinnt dadurch der primäre Knorpelstab der Diaphyse eine sehr excentrische Lage. Sehr illustrativ für dieses Phänomen ist z. B. die von Frey entlehnte Figur, welche Rauber in seinem Lehrbuch der Anatomie vom Radius eines Kalbsembryo giebt (9, pag. 118); noch belehrender sind die drei Bilder, welche Gegenbaur in seinem Lehrbuch der menschlichen Anatomie vom Femur dreier verschieden alter Embryonen giebt (10, I, pag. 137). Was uns an diesem Vorgang interessirt, ist, dass eine einst gewonnene Muskelinsertion in Folge dieses Processes ihre ursprüngliche Beziehung zur Längsachse des Diaphysencylinders unter Umständen

ändern muss. Ich knüpfe die Diskussion an Fig. 3 an, welche direkt die Fig. 92 *c* von GEGENBAUR in ihren Umrissen wiedergiebt.

Nehmen wir an, dass sich zur Zeit, wenn die perichondrale Verknöcherung anfängt, das Ventroplanum und Dorsoplanum noch in gleicher Ausdehnung zu einander standen wie im axialen Blastem, dass eine Hälfte der Cylinderoberfläche vom Ventroplanum, die andere vom Dorsoplanum überdeckt war, und dass ein aus dem radialen Randmyotom sich bildender Muskel sich gerade an der Grenze zwischen Ventroplanum und Dorsoplanum bei *a* festheftet. Dann findet sich die Insertion also noch gerade am radialen Rande des Knorpelstabes, seitlich von der Längsachse desselben.

Besitzt nun während der Ossifikation und Ablagerung der Knochenlamellen das Periost in seinem ganzen Umfange eine gleich intensive Bildungsenergie, dann würde der ursprünglich laterale Insertionspunkt auch lateral hinsichtlich der Achse des Knochenmantels verbleiben, der Knorpelstab bleibt central im Knochenmantel gelagert, die Längsachse des Knorpelstabes wird zur Längsachse der knöchernen Diaphyse. Sobald aber die Intensität der Knochenbildung, z. B. in dem dorsalen Abschnitt der Cirkumferenz, eine mehr intensivere ist, verschiebt sich auch die Längsachse der Diaphyse aus ihrer primitiven Stellung allmählich in die Richtung des stärksten Wachsthums. Die unmittelbare Folge davon ist, dass der Insertionspunkt *a*, je größer die Differenz in der Dickenzunahme des Knochenmantels in den verschiedenen Radien ist, desto mehr aus seiner ursprünglich seitlichen Lagerung bezüglich der Längsachse in eine vordere übergeführt wird. Die mit Punkt *a* angedeutete Stelle an der Oberfläche der Knorpeldiaphyse wird sich z. B. auf der knöchernen Diaphyse bei *a'* befinden. Beide Punkte verhalten sich zur Längsachse der knorpeligen und knöchernen Diaphyse verschieden.

Fig. 3.



Erklärung im Text.

Wir ersehen hieraus, dass die einseitig starke Absetzung von Knochensubstanz auf der Unterlage eine passive Rotation der Insertionsstelle eines Muskels um die Längsachse des Knochens zur Folge haben kann. Dass dieses nicht nothwendig der Fall zu sein braucht, erhellt aus dem Vergleich der Punkte *c* und *c'* in ihren Beziehungen zur Achse des Knorpelstabes und zu jener der knöchernen Diaphyse. Gleichzeitig sehen wir — gesetzt die mehr intensive

Opposition fand sich im Bereich des Dorsoplanum — das Ventroplanum relativ allmählich schmäler werden, denn das Periost, das in das Gebiet des Ventroplanum fällt und weniger intensiv funktionirt, wird an der Oberflächenzunahme des Knochens weniger Antheil haben, und dadurch muss von selbst eine Differenz zwischen der Breite des Ventroplanum und Dorsoplanum ins Leben treten. Auf diese Weise müssen Zustände zur Entstehung gelangen, wie wir dieselben z. B. im proximalen Theil der Humerusdiaphyse antreffen oder mehr ausgeprägt noch in der ganzen Länge der Diaphyse des Femur, wo das Ventroplanum bis auf einen schmalen Streifen an der Hinterfläche des Mittelstücks beschränkt ist. Gerade hier, wo wir das Ventroplanum außerordentlich schmal wiederfinden, tritt der Unterschied in der Intensität des Dickenwachsthums des Knochenmantels scharf zu Tage, und es ist denn auch meine Überzeugung, dass das Präparat, dem Gegenbaur seine Fig. 86 *c* entlehnte, die in der Figur nach oben gekehrte Seite als die Flexorenseite (oder besser Adduktorenseite) des Femurs erweisen würde.

Acceptirt man diese meine Auffassung über die Bedeutung des ungleichen Dickenwachsthums des Knochenmantels, so hat man hierin eine nicht unwichtige Einrichtung zu erblicken. Durch dieses ungleiche Dickenwachsthum des Knochenmantels müssen die mechanischen Beziehungen zwischen Muskel und Skeletsystem allmählich umgewandelt werden können, ohne dass der Muskel selbst daran aktiven Antheil nimmt. Mit den Abänderungen der Beziehung zwischen Insertionspunkt des Muskels und Längsachse des Knochens ändert sich selbstredend die mechanische Funktion.

Verwerthen wir die oben aus einander gesetzten Ansichten für den proximalen Theil des Humerus, so folgt daraus, dass die Insertionsstelle des Teres major, welche ursprünglich dorsal von der Längsachse des Knochens gelagert gewesen sein muss, in Folge der starken Dickenzunahme im dorsalen Theil des Knochenmantels bei sehr geringer Knochenproduktion im ventralen Abschnitt allmählich medial, schließlich sogar medio-ventral von der Längsachse zu liegen kam. Die Thatsache, dass allein der Sulcus bicipitalis die primitive Ventralfläche (das Ventroplanum) der Humerusanlage wiedergiebt, dokumentirt auch von dieser Seite die Trägheit, mit welcher die Knochenbildung in diesem Theil der Humeruscirkumferenz vor sich ging.

Resumiren wir also das Obenstehende, so haben wir gesehen, dass, wenn wir der ursprünglichen Topographie der Muskelbildungsmasse Rechnung tragen, die schließliche Topographie der Muskeln

zu einander und bezüglich des Extremitätenskelets ätiologisch bedingt wird durch die Senkung der Extremität und bestimmte Wachsthumsprocesse in dem sich verknöchernden Humerus. Wir gingen aus von dem Zustand, in welchem die Muskeln und Muskelfasern einander, und der intermyotomalen Grenze parallel verliefen. Das ist nun später allerdings nicht mehr der Fall. Die Scapula dehnt vornehmlich ihren infraspinalen Abschnitt stark aus, die Muskelursprungsflächen folgen diesem Vorgang, die Muskeln und Muskelfasern fangen an in der Richtung des Humerus zu konvergiren. Relativ erleidet dabei der caudale Vorsprung, von welchem der M. Anconaeus longus Ursprung nahm, eine Rückbildung. Machen wir nun alle die hier erwähnten Wachsthumsprocesse rückgängig, stellen wir dabei die Extremität wieder transversal, so sehen wir, dass Konvergenz oder Divergenz und Überkreuzung von Muskelachsen verschwindet.

Betrachten wir jetzt die Topographie der ventralen Muskeln in der Umgebung der Articulatio humeri, insbesondere der beiden Pectoralmuskeln, des Biceps und des Coraco-brachialis.

Hinsichtlich der Topographie der beiden Pectoralmuskeln verweise ich nach dem auf pag. 114 Gesagten, dass auch diese beiden Muskeln hinsichtlich der für diesen Körperabschnitt geltenden Regel einander folgen, dass der metamer caudale Muskel eine tiefere Lage einnimmt. Weiter habe ich die Bedeutung, welche der Senkung der oberen Extremität für die Struktur des Pectoralis major zukommt, schon in der dritten Abhandlung (Morph. Jahrb. Bd. XXVII. pag. 661) im allgemeinen Umriss ins Licht gestellt. Wir werden jetzt die beiden Bicepsköpfe, den Coraco-brachialis und den Pectoralis major, in ihrer gegenseitigen Beziehung näher ins Auge fassen.

Den Ausgangspunkt wird auch hier wieder die metamere Anlage der Muskeln bilden, und die daraus resultirende ursprüngliche Topographie der Muskelbildungsmassen.

Ich erinnere dazu an die Thatsache, dass die beiden Bicepsköpfe Derivate sind vom fünften und sechsten Myotom, der Coracobrachialis vom sechsten und siebenten, der Pectoralis major vom fünften bis siebenten und der Pectoralis minor vom sechsten bis achten Myotom. Darin haben wir Anweisung, in welcher Weise die Bildungsmassen der genannten Muskeln intermyotomal in craniocaudaler Richtung auf einander folgten. Wir müssen aber noch in anderer Richtung der Lagerung der Bildungsmassen nachzuspüren versuchen. Wie waren nämlich die Bildungsmassen der Tiefe nach

gelagert? Wir müssen auf diese Frage die Antwort geben, dass der Pectoralis major sich aus einer Masse bildet, welcher hinsichtlich aller anderen eine oberflächliche Lage zukam.

Ich entlehne den Grund dazu erstens aus der Innervationsweise. Die Eintrittsstellen der Nerven in den Muskel befinden sich nämlich an der Unterseite des Muskels, ein Umstand, der dafür eintritt, dass, wie wir in der folgenden Abhandlung weiter im Einzelnen zeigen werden, die Muskelbildungsmasse sich oberflächlich vom Nerven befand. Daneben zeigt die Thatsache, dass manchmal einer der den Pectoralis major innervirenden Nerven den Pectoralis minor durchsetzt, dass die Bildungsmasse jenes Muskels von Anfang an oberflächlich von jener des kleinen Brustmuskels sich fand.

Zweitens spricht für die oberflächliche Lage des Bildungsniveaus der Ursprung des Muskels von der Clavicula, welcher Knochen unmittelbar unter der Haut sich anlegt. Drittens spricht für die oberflächliche Natur des Pectoralis major der unmittelbare Zusammenhang dieses Muskels mit dem M. deltoïdes, welcher beim Menschen bisweilen, bei Affen fast konstant, zu einer partiellen Verlöthung sich steigert. Schließlich ist noch als Zeugnis der superficiellen Lagerung der Bildungsmasse des genannten Muskels der Umstand heranzuziehen, dass bei den Affen die Nerven des Hautmuskels (des Stelo-cutaneus) jenen des Pectoralis major angeschlossen sind in Verbindung mit dem Umstand, dass die metamere Anlage dieses Hautmuskels die direkte caudale Fortsetzung von jener des Pectoralis major bildet, wenigstens bei Cynocephalus und Inuus. Ich hebe desshalb hier so ausdrücklich die superficielle Lagerung des Bildungsniveaus des großen Brustmuskels hervor, da, wie wir bald sehen werden, dieser Muskel in seiner schließlichen Topographie zum Biceps und Coraco-brachialis eine Schwierigkeit bietet, die nur beseitigt werden kann bei Würdigung der ursprünglichen Tiefenverhältnisse der Bildungsmassen sämmtlicher genannten Muskeln.

Die primitive, durch die metamere Anlage gegebene Topographie der beiden Bicepsköpfe und des Coraco-brachialis ist besonders konservativ bewahrt geblieben. Wenn wir in Betracht ziehen, dass der Biceps mit beiden Köpfen dem fünften und sechsten Myotom entstammt, der Coraco-brachialis dem sechsten und siebenten, so versteht es sich, dass die Bildungsmassen dieser Muskeln ursprünglich derart gelagert waren, dass jene des Biceps von der Gürtelanlage zur freien Extremität zog, cranial von und in unmittelbarem Anschluss an jene des Coraco-brachialis. Transversale Hebung des Armes ruft diese

primitive Lagerungsbeziehung wieder zum Vorschein. Die Senkung der Extremität hat einfach zur Folge, dass die Beziehungen von cranio-caudal sich umwandelten in latero-medial.

Beurtheilen wir jetzt die Topographie des Pectoralis major zu diesen Muskeln. Dieser Muskel bildet sich aus dem fünften, sechsten und siebenten Myotom und nimmt, wie oben betont, aus einer oberflächlich gelagerten Masse seinen Ursprung. Auch das achte Myotom kann noch zur Formung dieses Muskels beitragen. Die Portion der Formungsmasse dieses Muskels, welche dem fünften und sechsten Myotom zugehört, muss die Bildungsmasse des Biceps überdeckt haben. Nothwendig aber muss die vom siebenten Myotom (und im individuellen Zustande eben so jene vom achten) gelieferte Portion caudal vom Bildungsmaterial des Biceps gelagert gewesen sein. Der ursprüngliche Zustand muss desshalb derart gewesen sein, dass die Muskelmasse des Pectoralis major wie ein oberflächliches Muskelstratum mit in der Längsrichtung der Extremität angeordneten parallelen Fasern in die freie Extremität hineinzog, den proximalen Theil der Muskelmasse des Biceps und Coraco-brachialis überdeckend.

In Widerspruch hierzu steht nun aber der Umstand, dass wir später das Material des siebenten Myotoms, welches zum Aufbau des Pectoralis major beitrug, am Humerus sich festheften sehen, lateral (das ist in embryologischer Beziehung cranial) von dem aus dem fünften und sechsten Myotom hervorgegangenen Muskelbauch des Biceps. Der allgemeinen Regel gemäß sollte man erwarten, dass dieses Material sich mit dem Humerus verbunden hätte, medial (das ist embryologisch caudal) von dem Bicepsbauch. Dann wäre die Topographie schließlich derart gewesen, dass der Bicepsbauch am Oberarm zum Vorschein kam, wie aus einem Kanal, welchen die Sehne des Pectoralis major für denselben bildete, eine Portion des Muskels, nämlich die aus dem fünften und sechsten Myotom gebildete Masse (die Pars clavicularis), inserirte dann an der Spina tuberculi majoris, eine zweite Portion inserirte medial vom Biceps an der Spina tuberculi minoris und wohl wenigstens die vom siebenten Myotom herkömmlichen Muskelelemente. Wie schon mehrmals gesagt, finden wir diese Elemente in der am niedrigsten vom Rumpfe Ursprung nehmenden Masse des Muskels. Diese auf der metameren Anlage des Muskels basirten theoretischen Überlegungen führen also zur Ansicht, dass der Pectoralis major eine andere Insertion aufweisen sollte als er sie thatsächlich hat. Ehe ich nun diesen Widerspruch zwischen theoretischer Rekonstruktion und Thatsache näher prüfe, muss ich zum besseren

Verständnis darauf hinweisen, dass wir in der oben gegebenen Auseinandersetzung, in der metameren Anlage des M. pectoralis major und der übrigen Muskeln und der primitiven Topographie der Bildungsmassen eine Erklärung haben für eine Fülle von Variationen, welche der Pectoralis major in seinen Insertionsbeziehungen darbietet.

Ich lenke erstens dazu die Aufmerksamkeit auf jene Variation des Ansatzes des Pectoralis major, wobei man thatsächlich eine Insertion findet, wie dieselbe oben theoretisch konstruirt worden ist. Einen derartigen Fall entlehne ich aus der in mancher Hinsicht so vorzüglichen Arbeit von Eisler über die Homologie der Extremitäten, dessen Beschreibung l. c. pag. 80 wörtlich lautet: »So sah ich einmal die Sehne der Clavicularportion sich mit etwa vier Fünfteln an die Spina tuberculi majoris, mit dem letzten Fünftel aber an die Spina tuberculi minoris ansetzen, so dass der lange Bicepskopf aus einem vom Grund der Bicipitalfurche und beiden Blättern der Pectoralissehne gebildeten Kanal hervortrat; die Insertion der ganzen Portio sterno-costalis erfolgte nicht direkt an den Knochen, sondern in der Fascie über dem kurzen Bicepskopf und Coraco-brachialis.«

Zweitens dürfte ich neben der ebenfalls von Eisler l. c. relevirten Beobachtung von Bischoff, dass bei Hylobates leuciscus die beiden Köpfe des Biceps mitten durch die Ansatzsehne des Pectoralis major hindurchgehen, aus eigener Erfahrung bekannte analoge Verhältnisse bei Cercopithecus und Cynocephalus hinzufügen.

An dritter Stelle erinnere ich an alle jene bekannt gewordenen Fälle, in welchen die Sterno-Costal-, oder allein die Rectalscheideportion des Muskels sich festheftet an dem Ligamentum intermusculare mediale oder am Theil der Oberarmfascie, welcher den kurzen Bicepskopf überdeckt.

Alle diese Variationen in der Insertionsweise haben ohne Zweifel ihre Bedeutung für die vergleichende Myologie, und, wie es besonders von Eisler l. c. für den M. pectoralis major dargethan ist, weisen die Ansatzvariationen beim Menschen hin auf bestimmte Perioden in der phylogenetischen Vorgeschichte dieses Muskels. Wenn nun aber daneben in anderer Richtung diese Ansatzaberrationen eben so ihre Erklärung finden in der primitiven Topographie und Metamerie der Muskelbildungsmassen, so darf man hierin nicht zwei Erklärungsversuche erblicken, welche mit einander in Wettkampf treten und welche man als die ontogenetische und phylo-

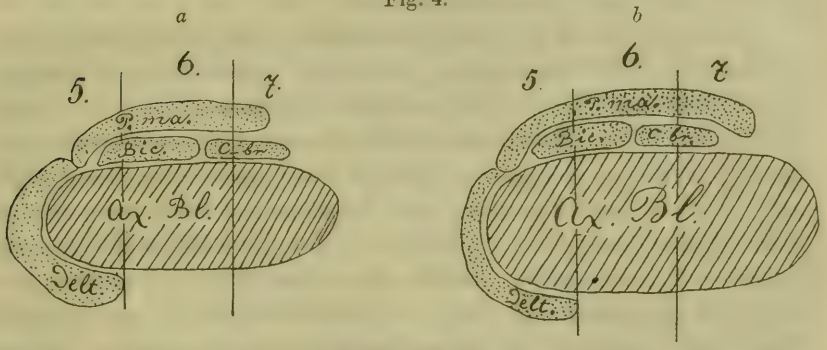
genetische unterscheiden konnte. Im Gegentheil. Wenn eine Variation der Insertion des Pectoralis major beim Menschen einerseits hinweist auf Normalzustände bei niederen Formen, andererseits auch erklärt werden kann durch eine Abänderung der topographischen Verhältnisse der metameren Anlagemasse zu jener anderer Muskeln, so finden wir Grund darin zur Behauptung, dass der phylogenetische Entwicklungsgang des Muskelsystems verbunden war mit Abänderungen der metameren Anlage bestimmter Muskeln und dadurch von selbst mit Umwechslungen der ursprünglichen topographischen Verhältnisse der verschiedenen Anlagemassen. Die metamere Topographie reagirt auf Umbildungen am fertigen Muskelsystem. Nach dieser Auffassung bilden die beiden Erklärungsweisen nicht einen Widerspruch, sondern den Ausgangspunkt für eine neue Kategorie von Fragen, und zwar: in welchem Maß gehen mit Umbildungen am fertigen Muskelsystem Abänderungen der metameren Anlage gepaart und als Folge davon Umwandlungen der Topographie der metameren Bildungsmassen. Und dass Derartiges in der That vor sich geht, dazu brauche ich nur an das oben schon verwendete Beispiel des Glutaeus maximus zu erinnern. Dieser Muskel hat in jüngster Phase seiner Entwicklung phylogenetisch seine Masse zu mächtiger Entfaltung gebracht Hand in Hand damit ist das metamere Anlageniveau ausgedehnt, seine Topographie zu den anderen Bildungsniveaus hat sich abgeändert. Bei der Besprechung der unteren Extremität werde ich weitere Beispiele dieser Art aufweisen, auf Grund vergleichend segmental-anatomischer Daten.

Es ist nun besonders bei dem Pectoralis major nicht schwer sich eine Vorstellung zu bilden, wie die oben beschriebenen Insertionsaberrationen des Muskels entstehen konnten, nicht schwer desshalb, weil hier die primitive metamere Topographie ziemlich leicht zu rekonstruiren ist. Fig. 4 *a* und *b* werden uns hierbei Hilfe leisten. Die Figuren stellen Querschnitte durch die obere Hälfte des Oberarmes dar, die Abgrenzung der einzelnen Muskeln in der metameren Masse ist dabei schon zu Stande gekommen gedacht, das Skelet noch im Zustand des axialen Blastems dargestellt.

In *a* ist der Normalzustand dargestellt. Der Ventralfläche des Humerusblastems anliegend sind im fünften, sechsten und siebenten Myotom die Bildungsmassen des Biceps und des Coraco-brachialis durchschnitten. Superficiell von derselben liegt die Masse des Pectoralis major, radial daranschließend jene des Deltoides. Nur radial vom Biceps findet die Masse des Pectoralis Gelegenheit, sich mit

dem Blastem des Humerus zu verbinden, seine ganze übrige Masse wird durch das tiefer gelagerte Material des Biceps und Coracobrachialis vom Humerus abgedrängt und muss oberhalb dieser Muskeln frei in der Oberarmfascie enden. Bei solchem Thatbestand kann es also nur zu einer Insertion lateral vom Biceps kommen, wie normal beim Menschen. In Fig. 4 *b* ist ein phylogenetisch mehr primitiver Zustand dargestellt: das oberflächliche Muskelblatt, aus welchem der Pectoralis hervorgeht, reicht weiter medialwärts (wird vielleicht mit Hilfe des achten Myotoms gebildet) und überschreitet den caudalen Rand der Bildungsmasse des Coraco-brachialis. Nun findet auch diese meist mediale Portion des Muskels Gelegenheit zum Inseriren am Humerus. Derart aufgefasst besteht nicht ein

Fig. 4.



Erklärung im Text.

Antagonismus, sondern ein Parallelismus zwischen den oben unterschiedenen phylogenetischen und ontogenetischen Erklärungsweisen der Muskelvariationen.

Ich meine, dass wir in diesem Princip eine Richtschnur haben, um uns in vielen Fällen über den Charakter einer Muskelvariation als Atavismus auszusprechen. Wie ich am Schluss meiner zweiten Abhandlung behauptet habe sind eine Menge von Muskelvariationen nicht atavistischer Natur, sondern die Folge einer unvollkommenen Spaltbildung bei der Differenzirung der Muskeln. Ich sprach dort als meine Meinung aus, dass wir noch nicht genügende vergleichend myologische Kenntnis haben, um in jedem Falle eine Muskelvariation als Rückschlag zu dekretiren. Atavistisch wird eine Muskelvariation an der Extremität dann sein, wenn sie die Folge davon ist, dass die Bildungsmasse, woraus der Muskel Ursprung nahm, eine frühere — im Laufe der Phylogenese verloren gegangene —

Metamerie wiederholt, wodurch diese Formungsmasse zu ihrer Nachbarschaft in eine Beziehung kommt, wie sie bei phylogenetisch älteren Formen Norm war. Durch diese Ansicht wird die Aufgabe der vergleichenden Myologie ungemein viel schwieriger, die Kenntnis der metameren Anlage des Muskelsystems drängt sich dabei doch als ein Desideratum stark in den Vordergrund.

Doch auch für die Lehre der Muskelvariationen beim Menschen ist es nothwendig die metamere Anlage des in einiger Richtung abgeänderten Muskels kennen zu lernen. Findet man z. B. bei einem Menschen eine theilweise Insertion des Pectoralis major medial vom Biceps, so wird es Aufgabe sein, die Frage zu stellen, findet sich nun auch in diesem Falle eine variirte spinale Innervation dieses Muskels (vielleicht eine Betheiligung eines mehr caudalen Myotoms) und des Biceps und Coraco-brachialis.

Wir hatten unsern Ausgangspunkt für obenstehende Betrachtungen genommen in der Erscheinung, dass die Insertion des Pectoralis major radial vom Biceps eine metamere Kontradiktion in sich fasst, weil doch dabei Muskelmaterial des siebenten Myotoms radial (d. h. cranial) vom Biceps — also vom Material des fünften und sechsten Myotoms — am Humerus inserirt. Wir können nach dem oben Gesagten über diese Erscheinung kurz sein. Ich erkläre dieselbe folgender Weise. Die Masse des Pectoralis major überdeckte ursprünglich jene des Coraco-brachialis und Biceps, und setzte sich an dem cranialen Rande der Extremität in die Masse des Deltoides fort. Die am cranialen Rande der Extremität gelagerte Portion setzte sich, durch nichts daran behindert, am Humerus fest, die aus dem sechsten und siebenten Myotom herkömmliche Portion strahlte frei in die sich bildende Oberarmfascie aus, wurde durch Biceps und Coraco-brachialis an einer Insertion behindert. Senkt sich nun die Extremität, so kommen die in die Oberarmfascie ausstrahlenden Fasern senkrecht zur Achse der Extremität zu liegen, und nun wird durch Muskelaktion sich ein Theil dieser Fascie zur Sehne des Pectoralis umbilden und sekundär Beziehung zum Skelet erlangen. Immerhin muss aber auch dieser Theil der Sehne oberflächlich vom Biceps verlaufen. Über die Weise, auf welche dabei die Einrollung der Sehne zu Stande kam, siehe meine dritte Abhandlung.

Über den Einfluss der Umbildungsvorgänge in der Umgebung des Cubitalgelenkes auf die Muskeltopographie.

In meiner vorangehenden Abhandlung habe ich die Umbildungsprocesse, welche mit der Formbildung des Humerus und mit der Entwicklung des Cubitalgelenkes verknüpft waren, wie dieselben auf Grund der Sklerozonie sich zeigen, beschrieben. Wo ich also für die Begründung auf jene Abhandlung verweise, will ich nur kurz hier daran erinnern, dass folgende Umbildungen meiner Meinung nach in der Umgebung des Cubitalgelenkes stattgefunden haben: eine Torsion des proximalen Theiles des Radius und der Ulna um ihre Längsachse in medialer Richtung, eine Rotation des proximalen Theiles des Radius in lateraler Richtung um die Ulna, wodurch das anfänglich vor der Ulna gelagerte Radiusköpfchen lateral von derselben zu liegen kam: Medialwärtstorsion einer Erhebung, welche sich auf der ventralen Fläche, und Lateralwärtstorsion einer solchen, welche sich auf der dorsalen Fläche des Humerus entwickelt hat. Wir werden jetzt nachzuspüren versuchen, welches die ätiologische Bedeutung dieser Vorgänge war für die Topographie des Muskelsystems.

Am einfachsten finden sich noch die Verhältnisse am Oberarme. Die dorsale Muskulatur stellt in den drei Anconaei einen ziemlich einheitlichen Muskelkomplex dar, deren Muskelachsen einander noch annähernd parallel verlaufen und dessen Komponenten noch regelmäßig in latero-medialer Richtung geordnet sind, so wie ihre metamere Anlage es erwarten ließ. Die primitive Topographie ist in diesem Abschnitt des Muskelsystems noch fast rein bewahrt geblieben. Die Ursache davon ist, dass Ursprungs- und Insertionspunkt dieser Masse außerhalb der Einflusssphäre der genannten Bildungsvorgänge am Skelet fiel.

Etwas abgeändert erscheint uns die Topographie der ventralen Muskelgruppe. Diese durch den Biceps, Brachialis internus und Coraco-brachialis zusammengesetzte Gruppe stammt ganz vom fünften, sechsten und siebenten Myotom her, und zwar betheiligen sich beide erstgenannten Myotome an der Bildung beider Vorderarmflexoren, während der Coraco-brachialis aus dem sechsten und siebenten Myotom hervorgeht.

Die Bildungsmassen des Biceps und Brachialis internus werden desshalb anfänglich in ein und demselben metameren Niveau sich gefunden und sich wie eine oberflächliche und eine tiefe verhalten haben. Beide Massen waren durch den zwischengelagerten Nerven ge-

trennt. Aus der oberflächlichen Masse ging der M. biceps hervor, aus der tiefen der Brachialis internus. Dafür spricht noch die Innervirungsweise, denn beim letztgenannten Muskel findet sich die Eintrittsstelle des Nerven an der Vorderfläche, beim erstgenannten an der Unterfläche des Muskelbauches. Das definitive topographische Verhalten des Biceps und des Brachialis internus giebt den ursprünglichen topographischen Zustand nicht mehr rein wieder, denn wir finden mittels des Biceps Material des sechsten Myotoms am Unterarmskelet zur Insertion gelangen radial (das ist ontogenetisch cranial) von jenem Material des fünften Myotoms, welches durch den Brachialis internus an der Ulna zum Ansatz gelangt. Dieses ist ein sekundärer, abgeänderter Zustand, denn anfänglich befindet sich das Material des sechsten Myotoms ulnar d. h. caudal von jenem des fünften. Durch ein oder das andere Moment muss also oberflächliches Material des sechsten Myotoms in radialer Richtung hinweggezogen sein über Material des fünften. Dieses ist eine Folgerung, welche wir aus der Topographie der metameren Muskelmasse ziehen. Vergleichen wir damit die Beziehung der Muskelachsen von Biceps und Brachialis internus unter einander, so sehen wir, dass dieselbe in Einklang steht mit vorstehender, aus den Ansatzstellen der metameren Muskelmassen entlehnten Auffassung. Die Achsen beider Muskeln zeigen einen gekreuzten Verlauf und wohl derart, dass die Achse des Biceps in radialer Richtung über jene des Brachialis internus hinweg verläuft. Dadurch wird es möglich, dass die Muskeln neben einander inseriren, während am Oberarme die Bäuche wie ein oberflächlicher und tiefer sich verhalten. Die Kreuzung kommt am besten zum Ausdruck, wenn wir ins Auge fassen, dass die Muskelbäuche sich wie ein oberflächlicher und tiefer verhalten, die Sehnen wie ein radialer und ulnarer.

Das ätiologische Moment dieser Muskelkreuzung ist nicht unschwer in der Rotation, welche der Radius um die Ulna vollführte, zu erblicken. Ursprünglich — ich habe in meiner dritten Abhandlung darauf hingewiesen, wie dieses schon mehrseitig von embryologischer Seite erwähnt ist — war der proximale Theil des Radius vor der Ulna gelagert, verschiebt sich aber allmählich radialwärts und führt selbstverständlich die Bicepssehne mit sich. Dadurch kommt die Kreuzung der Längsachsen beider Muskeln zu Stande. Eben so kommt dadurch stellenweise das im Biceps belassene Material des sechsten Myotoms radial von jenem des fünften zu liegen, das im Brachialis internus sich findet. Denkt man sich den Radius mit seinem Köpfchen wieder

vor der Ulna, so verhalten sich beide Muskeln wieder ganz wie ein oberer und unterer, die Befestigungsstellen liegen nicht mehr neben, sondern vor- und hinter einander und der metamere Widerspruch, dass Material des sechsten Myotoms zur Insertion gelangt radial von solchem des fünften, ist beseitigt. In diesem Falle ist die Einwirkung skeletogener Vorgänge auf die Topographie der Muskeln eine klar zu Tage liegende.

Es wird uns jetzt verständlich, erstens warum von den Muskeln, welche den Unterarm extendiren, kein Material am Radius inserirt, und zweitens warum die beiden Flexoren sich wohl, die Extensoren dagegen sich nicht mit ihren Längsachsen kreuzen. Da das Radiusköpfchen ventral von der Ulna angelegt wird, ist dasselbe durch diesen Skelettheil ganz von der dorsalen Muskelmasse wie abgedrängt. Der proximale Theil des Radius tritt nirgends mit seiner Oberfläche mit der dorsalen Muskelmasse in Berührung, es konnte sich an dieser Strecke kein Material am Radius festheften. Und eben dadurch entzogen auch die Extensoren sich jedem Einfluss, welchen die Rotation des Radiusköpfchens um die Ulna auf den Verlauf der Muskelachsen ausübte. Dieselben blieben einander parallel angeordnet, weil die Insertionsflächen des Anconaeus longus, externus und internus keinen Stellungsänderungen hinsichtlich einander unterlagen.

Wir können jetzt dazu übergehen, aus einander zu setzen, welche Rolle die Entwicklungsvorgänge in der Nachbarschaft des Cubitalgelenkes gespielt haben bei der Ausbildung der Topographie der Muskulatur des Unterarmes. Fangen wir daher an mit der ventralen Muskulatur.

Es fällt sofort ins Auge, dass — wenn wir augenblicklich den Pronator quadratus außer Acht lassen — ein Unterschied besteht zwischen dem topographischen Verhalten der Muskelindividuen, welche wir zur oberflächlichen Muskellage rechnen können und jenen, welche wir als der tiefen zugehörig betrachten können.

Die oberflächliche Schicht zeichnet sich dadurch aus, dass ihre Komponenten (Pronator teres, Flexor carpi radialis, Palmaris longus und Flexor carpi ulnaris) mit ihren Längsachsen sehr regelmäßig divergiren. Es scheint als ob dieselben von einem proximalen Punkte distalwärts ausstrahlen. Dieser Punkt ist der Epicondylus internus.

Eine gleichgerichtete Divergenz, wiewohl nicht so scharf zum Ausdruck kommend, beobachten wir auch noch am M. flexor digitorum communis sublimus. Auch hier können wir — die einzelnen Sehnen als gesonderte Muskelportionen betrachtend — eine radiäre

Anordnung der Längsachsen dieser Portionen vom Epicondylus internus zu den unterschiedenen Mittelphalangen konstatiren.

Die tiefer gelagerten, vom Unterarmskelet entspringenden Muskeln zeigen das oben erwähnte Phänomen nicht mehr, ihre Längsachsen verlaufen einander ziemlich parallel.

Eine erste topographische Beziehung, welche in Einklang mit der Metamerie steht, ist jene, dass sämmtliche ventrale Muskeln, welche vom Humerus abwärts ziehen, ulnar von der Sehne des Biceps brachii gelagert sind. Diese Erscheinung findet ihre Beleuchtung in der Thatsache, dass dieser ganzen Muskelmasse ein mehr caudaler metamerer Charakter zukommt als dem Biceps, formt sich doch der Biceps aus dem fünften und sechsten Myotom, die genannte Muskulatur aus dem sechsten bis neunten. Das Bildungsmaterial jener Muskeln war desshalb vom Anfang an caudal von jenem des Biceps gelagert, und diese Beziehung gestaltete sich nach Senkung der Extremität zwar in eine ulnare um, das metamere Material behielt aber hinsichtlich einander seine ursprüngliche Lagerung bei. Freilich schiebt das Ende der Insertionssehne des Biceps sich ein wenig unter den Bauch des Pronator teres, welcher Umstand scheinbar nicht im Einklang steht mit dem oberflächlichen Charakter, welchen ich der Bildungsmasse jenes Muskels habe zuschreiben müssen. Es kommt dadurch wieder das Verhalten zu Stande, dass ein metamer caudaler Muskel — der Pronator teres — sich hinwegschiebt über einen metamer cranialen. Doch auch hier hat der Zustand eine mechanische Grundlage. Denn leicht sind auch hier wieder die von uns behaupteten Vorgänge am proximalen Theile des Radius als das ätiologische Moment dieser Erscheinung zu erkennen. Denken wir uns diese Vorgänge wieder retrograd, das heißt, denken wir uns den proximalen Theil des Radius nach außen torquirt, und sodann vor der Ulna hin ventralwärts rotirt, so wird dadurch die Tuberositas radii und zugleich die Bicepsinsertion erstens radialwärts unterhalb des Bauches des Pronator teres hinweggedreht, und durch den zweiten Akt in eine mehr oberflächliche Ebene gebracht. Die Bicepssehne kommt dadurch in ein und dieselbe Ebene und radial von dem Pronator teres zu liegen. Die Ausstrahlung des Lacertus fibrosus in der Vorderarmfascie darf noch als Zeugnis der oberflächlichen Lage der Bildungsmasse des Biceps auch im Gebiete des Vorderarmes gelten. Die Entstehung desselben darf vielleicht so gedeutet werden, dass eine Portion dieser Formungsmasse an eine Anheftung

am Skelet durch das unterliegende Bildungsmaterial des Pronator teres behindert wurde.

Die in topographischer Hinsicht am meisten interessante Erscheinung ist, wie gesagt, die Divergenz in distaler Richtung der Längsachsen der genannten Muskeln, derart, dass der Winkel, welchen die Achsen zweier benachbarter Muskeln mit einander bilden, nach unten und radialwärts offen ist.

Diese Erscheinung ist unschwer zurückzuführen auf den Wachsthumsprocess, welchen wir in der vorangehenden Abhandlung im distalen Bezirk der Ventralfläche des Humerus haben kennen gelernt.

Man wolle sich dazu erinnern, dass ich dort auf Grund der Sklerozonie zur Auffassung gelangte, dass sich auf der Vorderfläche des Humerus eine Protuberanz gebildet hat, welche sich erhob zwischen dem Stamme des N. medianus, und jenem des N. ulnaris, und dass diese Protuberanz sich allmählich ulnarwärts umbog und zur Entstehung des Epicondylus internus humeri Anlass gab. An diesem Auswuchs fanden sich die Ursprungsstellen des Pronator teres, Flexor carpi radialis, Palmaris longus und Flexor carpi ulnaris, und mehr in der Tiefe jene des Flexor digitorum sublimus, wovon aber erst später die Rede sein wird. In der obengenannten Reihenfolge bildeten sich diese Muskeln in radio-ulnarer Richtung aus dem metameren Material, welches die Ventralfläche des Vorderarmes bedeckte, womit in Einklang steht, dass die Insertionsstellen der genannten Muskeln in derselben Reihenfolge hinsichtlich einander in radio-ulnarer Richtung gelagert sind. Diese Insertionsstellen finden sich über die Vorderfläche der Extremität vertheilt vom radialen Rande des Radius (Pronator teres) bis fast zum Ulnarrande der Extremität (Flexor carpi ulnaris). Wir können daraus schließen, dass die Bildungsmasse dieser Muskelgruppe ursprünglich wohl sich in der ganzen Breite über die Vorderfläche des Vorderarmes ausdehnte. Während nun distal die sämmtlichen Insertionsstellen diese Insertionsbreite beibehielten, fing die Protuberanz, von welcher die Muskelmasse am Humerus Ursprung nahm, an, sich ulnarwärts umzubiegen. Dadurch kam diese Ursprungsfläche, welche bis jetzt ventral von der Achse der Extremitätenanlage gelagert war, mehr ulnar von derselben zu liegen. Da nun die Insertionsstellen der Muskeln ihre ursprüngliche ventrale Lagerung hinsichtlich der Vorderarmachse beibehielten, musste das Resultat selbstverständlich sein, dass die Muskelachsen allmählich hinsichtlich der Achse des Vorderarmskelets schräg zu verlaufen anfingen, und eine Divergenz sich ausbildete zwischen den Muskelachsen hinsichtlich zu einander.

Es ist selbstverständlich, dass diese schräge Richtung des Muskels desto stärker ausgeprägt werden muss, je mehr die Insertion des Muskels dem radialen Rande der Extremität genähert war, desto geringer, je näher dem Ulnarrande die Insertion sich befand, was sofort aus einer Vergleichung der Richtung des Pronator teres und Flexor carpi ulnaris zu ersehen ist. Am stärksten ausgeprägt muss wohl die schräge Richtung am Pronator teres erscheinen, da dieser Muskel aus dem radialen Randmyotom hervorgegangen, seine Insertion am radialen Rande des Vorderarmskelettes hat, mit seinem Ursprungskopfe stark ulnarwärts hinübergezogen ward. Bei dem Flexor carpi radialis ist die schräge Richtung desshalb weniger ausgeprägt als beim Pronator teres, weil der Muskel länger ist und an der Ventralfläche des Extremitätenskelets sich schon mehr ulnarwärts inserirt. Doch kann man auch von diesem Muskel noch sagen, dass seine Achse jene des Extremitätenskelettes kreuzt. Bei dem Palmaris longus giebt es nur noch eine Konvergenz der Muskelachse und der Achse des Vorderarmskelettes, während der Flexor carpi ulnaris den Ulnarrand des Vorderarmes gleichsam von der Hinter- nach der Vorderfläche umwindet. Dieses rührt davon her, weil die Ursprungsstelle dieses Muskels, welche anfänglich ventral und am meisten ulnar auf dem Humerus gelagert war, in Folge der Umbiegung der obengenannten Protuberanz thatsächlich, zugleich mit dem N. ulnaris, auf die Dorsalfläche des Epicondylus medialis zu liegen kommt.

Ich erblicke in der Topographie der Muskeln der oberflächlichen Gruppe am Vorderarme eine neue Stütze für die Richtigkeit der in der dritten Abhandlung aus der Sklerozonie längs deductivem Wege gewonnenen Ansichten über das ontogenetische Geschehen am distalen Ende des Humerus. Eben so einfach wie aus diesem Process die Lagerung der Nervenstämme hinsichtlich dieses Endes des Humerus erfolgt (siehe dritte Abhandlung), eben so einfach findet sich in diesem Wachsthumsvorgang die Erklärung der radiären Anordnung der Vorderarmmuskeln.

Der Vollständigkeit wegen muss jedoch speciell hinsichtlich des Pronator teres noch auf einen zweiten Umstand hingewiesen werden, welcher für dessen Verlauf bestimmend war. Es ist nämlich als zweites mechanisches Moment, welches die Topographie dieses Muskels bestimmt, auf die Rotation hinzuweisen, welche das proximale Ende des Radius um die Ulna vollführte. Dadurch wird selbstverständlich der Muskel in eine noch schrägere Richtung verzogen als es durch die alleinige Verzerrung seines Ursprungskopfes ulnarwärts der Fall sein würde.

Aus einem tieferen Niveau als die bisher besprochenen Muskeln entsteht der ebenfalls vom Epicondylus internus entspringende M. flexor digitorum communis sublimus. Auch dieser Muskel zeigt dieselbe Eigenthümlichkeit als die Komponenten der oberflächlichen Muskelgruppe. Betrachtet man die Insertionssehnen als eben so viele gesonderte Muskeln, so scheinen auch diese in der Ventralfläche der Extremität wie von einem Punkte auszustrahlen. Die Erklärungsweise ist hier ganz dieselbe wie bei der oberflächlichen Schicht, da das dort zur Geltung gebrachte Causalmoment auch hier in demselben Maße seine Verwerthung finden muss.

Wir vermissen eine analoge Erscheinung an dem Flexor digitorum profundus und dem derselben Schicht zugehörigen Flexor pollicis longus. Hier finden sich die einzelnen Partien einander und der Längsachse des Vorderarmskelettes noch ziemlich parallel. Dieses steht wohl im Einklang damit, dass diese Gruppe, ihren Ursprung vom Zeugopodium nehmend, sich den Entwicklungsvorgängen entzog, welche sich am distalen Ende des Humerus abspielten.

Bis jetzt haben wir gesehen, dass, wenn wir davon ausgehen, dass die Muskeln ursprünglich gleichläufig zu einander gerichtet waren, der definitive schräge Verlauf oder die Winkelbildung der Muskelachsen unter dem mechanischen Einfluss zu Stande kam, welchen die Entwicklungsvorgänge am Skelet auf den Ursprungs- oder Insertionstheil eines Muskels ausübte. Wenn man der metameren Anlage der Muskeln und der daraus resultirenden Topographie der metameren Bildungsmassen Rechnung trägt, so konnte daraus die definitive Topographie abgeleitet werden, ohne ein anderes Causalmoment dafür in Anspruch zu nehmen als die Rotationen, Torsionen und Deviationen des Extremitätenskelets nach seiner Anlage. Jede aktive Mitbetheiligung von Seiten des Muskelsystems konnte bei Seite gestellt werden. Ganz außerhalb der bis jetzt erörterten Beziehungen steht nun neben dem Pronator quadratus die Muskulatur der Palma manus. Eine Beziehung zwischen Metamerie und Topographie oder eine solche zwischen dem Verlauf der Längsachsen der Muskeln und Umbildungsprocesse am Skelet sind nicht zu erkennen. Auch in dieser Hinsicht ist an der Muskulatur der Hand nichts Primitives in der Lagerung und nichts Korrelatives in der Beziehung zwischen Muskulatur und Skelet zu erkennen. Die Muskeln verlaufen in schräger oder querer Richtung, ohne dass dafür ein Vorgang am Skelet verantwortlich gemacht werden kann. Das war aber zu erwarten. Wo keine metamere Anordnung der Muskulatur besteht,

kein metamerer Konservativismus, wird man umsonst nach einer etwaigen Beziehung zwischen Metamerie und anderen Erscheinungen suchen. Ich habe schon mehrere Male im Laufe dieser Arbeit Gelegenheit gehabt zu zeigen, wie sehr in segmental-anatomischer Hinsicht das am meisten distale Glied der Extremität sich von den übrigen unterscheidet. Auch hier muss ich nochmals bekennen, dass ich nichts zur Erklärung der Topographie des Muskelsystems dieses Theiles der Gliedmaße beizubringen im Stande bin. Bestehen hier denn nicht die Beziehungen zwischen Muskel- und Knochensystem, welche wir im mehr proximalen Theile der Extremität kennen gelernt haben? Dem kann ich nicht unmittelbar zustimmen. Würde es uns gelingen genau zu präcisiren, auf welche Weise und in welchem Maße die segmental-anatomischen Beziehungen im distalen Theil der Extremität gestört sind, dann würden wir vielleicht in diesem gestörten Zustand noch das Erhaltenbleiben primitiver Korrelationen zwischen Muskeln und Skelet erkennen können. Eine derartige Untersuchung muss aber niederere Formen mit einfachen Verhältnissen zum Gegenstand nehmen.

Es erübrigt uns jetzt noch, die dorsale Muskulatur des Vorderarmes zu besprechen.

Wenn wir die Anordnung der verschiedenen am Humerus entspringenden Komponenten dieses Muskelkomplexes betrachten, so springt dabei rasch eine Erscheinung ins Auge, welche jener analog ist, die bei der ventralen Muskelgruppe unsere Aufmerksamkeit auf sich zog. Wir wiesen dort darauf hin, dass die vom Humerus entspringenden Muskeln wie von einem Punkte aus strahlenförmig in dem Unterarme angeordnet waren, der am meisten ulnar inserirende Muskel verlief ziemlich gerade abwärts, je mehr aber der Insertionspunkt dem radialen Rande der Extremität genähert war, desto schräger verlief die Muskelachse. Der Divergenzpunkt der Achsenlinien fand sich medial im Epicondylus ulnaris humeri. An der Hinterfläche des Vorderarmes sehen wir etwas Ähnliches, die Beziehungen sind hier aber gerade umgekehrt. Auch hier sehen wir, dass die Muskelachsen wie von einer Stelle des Humerus abwärts divergirend auf dem Vorderarme angeordnet sind. Hier aber findet sich der Divergenzpunkt radial hinsichtlich der Längsachse der Extremität. Der gerade abwärts verlaufende Muskel, der bei der ventralen Muskulatur durch den ulnar situirten M. flexor carpi ulnaris vorgestellt ward, findet sich hier wieder in dem am meisten radial gelagerten M. brachio-radialis. Dort verliefen die Muskelachsen desto schräger, je

mehr der Insertionspunkt dem radialen Rande der Extremität näher gerückt war, hier verlaufen dieselben desto schräger, je mehr der Insertionspunkt dem ulnaren Rande genähert ist. Ich muss dazu hier nochmals darauf hinweisen, dass der embryonale Ulnarrand des Vorderarmes durch eine Linie gegeben wird, welche an der ulnaren Seite der dorsalen dreieckigen Fläche des Olecranon anfängt und sich abwärts längs der Crista fortsetzt, welche vom Olecranon distalwärts zieht, um auf dem Processus styloides ulnae zu enden.

Successive sehen wir nun folgende Muskeln in allmählich zunehmendem schrägeren Verlauf von dem radialen Rande des distalen Humerusabschnittes das Gebiet des Vorderarmes durchlaufen: Brachioradialis — der, wie gesagt, noch ziemlich gerade abwärts verläuft — sodann Extensor carpi-radialis longus, Extensor carpi-radialis brevis, Extensor digitorum communis, Extensor digiti quinti, Extensor carpi-ulnaris und schließlich der Anconaeus quartus. Der letztgenannte Muskel nimmt in seiner Verlaufsrichtung und topographischen Lagerung hinsichtlich aller übrigen genannten eine analoge Stelle ein, wie der Pronator teres bei der ventralen Muskelgruppe, von allen am schrägsten verlaufend, dort von ulnar disto-radialwärts, um am Vorderarmskelet zu enden, hier von radial disto-ulnarwärts, um ebenfalls am Vorderarmskelet zu inseriren. Wir sehen also an der Dorsalseite der Gliedmaße dieselbe typische Anordnung der vom Humerus entspringenden Muskeln als an der Ventralseite, die Direktion der Muskelachsen findet sich hier aber gerade im anderen Sinne schräg gerichtet als dort.

Für die Erklärung dieses Phänomens haben wir oben bei der ventralen Muskulatur den mechanischen Einfluss herbeigezogen, welcher die Umbiegung der auf der Ventralfläche der Humerusanlage entstandenen Protuberanz auf den Muskelorigines ausüben musste. Der analoge skeletogene Vorgang, welchen wir in unserer dritten Abhandlung auf der Dorsalseite des Humerus kennen gelernt haben, gab wohl das analoge mechanische Moment ab, wesshalb hier ein gleichartiger topographischer Zustand ins Leben trat, als an der Ventralseite. Man wolle sich dazu erinnern, dass sich von der dorsalen Fläche des distalen Humerusabschnittes eine Protuberanz ausgebildet haben muss, welche sich jener auf der Ventralfläche entstandenen entgegengesetzt umgebogen hat, und zwar radialwärts. Alle die Muskeln, welche ihre Befestigung an der Humerusanlage erlangt hatten, sahen desshalb in dem Entstehungsbezirk dieser Protuberanz ihre Ursprungsfläche und folglich ihre Sehne in radialer Richtung

verzogen. Der Sachverhalt ist hier gänzlich übereinstimmend mit jenem an der ventralen Seite, nur die Richtung, in der verdreht worden ist, ist eine gerade entgegengesetzte. Wollen wir den primitiven Zustand wieder zu Stande kommen lassen, so haben wir nur diesen, aus der dorsalen Protuberanz entstandenen Epicondylus radialis zurückzudrehen, derart, dass er aus seiner radialen Beziehung hinsichtlich der Humerusachse in eine dorsale kommt. In Folge dessen wird die Divergenz der Muskelachsen aufgehoben, die unterschiedenen Muskelindividuen kommen mit ihren Längsachsen parallel zu liegen.

Ich habe im Obenstehenden zu zeigen versucht, welche Erscheinungen in der Topographie der Muskulatur der oberen Extremität sich als primitive Verhältnisse kennen lernen, und was sich als Sekundäres, Abgeändertes kennbar macht.

Überblicken wir das zum Vorschein Getretene in seiner Gesammtheit, so sehen wir, dass der Schultergürtel und der proximale Theil der Extremität mit der sich hier findenden oder hier Ursprung nehmenden Muskelmasse ein in dieser Hinsicht viel leichter zugängliches Furchungsterrain darstellt, als der distale Abschnitt der Gliedmaße. Im erstumschriebenen Bezirk erweisen sich die Verhältnisse als viel einfacher als im letztgenannten. Wollten wir unsere Ergebnisse in einem generellen Satz zusammenfassen, so dürften dieselben folgendermaßen lauten: »Die Topographie sämmtlicher Muskeln, welche vom Schultergürtel und Humerus entspringen oder an denselben sich inseriren, ist in ihrer Causalität auf zwei Momente zurückzuführen, nämlich die Topographie der metameren Bildungsmassen, welche wir aus der metameren Anlage der einzelnen Muskeln erschließen können, diese bildet das indifferente Ausgangsstadium, und zweitens Bildungsvorgänge an den einzelnen Skelettheilen (Torsionen, ungleiches Dickenwachsthum) nebst Rotationen und Deviationen der Skelettheile hinsichtlich einander, wodurch die in dem indifferenten Stadium erworbenen Haftstellen der Muskeln gleichsam mechanisch bezüglich einander verzogen, entfernt oder zusammengedrängt wurden.« Für die vom Unterarmknochen und weiter distalwärts entspringenden Muskeln konnte dieses nicht nachgewiesen werden. Es erscheint dadurch die oben näher angedeutete Muskulatur des proximalen Abschnittes der Extremität viel einfacher differenzirt. Dieses lässt sich noch auf andere Weise zeigen. Wenn man nämlich die Extremität transversal vom Körper abhebt, wenn

man sodann die in der vorangehenden Abhandlung auf Grund der Sklerozonie erschlossenen Skeletbildungsvorgänge rückgängig macht, so zu sagen dem Skelet seine Anlageform wiedergiebt, so kommt es heraus, dass die sämmtlichen genannten Muskeln, so weit sie noch vom Humerus Ursprung nehmen, aus einander parallelen Muskelzügen bestehen, in welchen das metamere Material in radio-ulnarer Richtung regelmäßig angeordnet ist. So etwas lässt sich für die von den Unterarmknochen und Handskelet entspringenden Muskeln nicht nachweisen.

Bei dem ontogenetischen Zustandekommen der Muskel-Topographie hat nach dem Vorangehenden das Skelet eine wichtige Rolle gespielt, entwicklungsgeschichtliche Vorgänge an demselben wirkten zurück auf die Befestigungsstellen der Muskeln. Ich erblicke hierin, und ich hebe dieses besonders hervor, nicht den Ausdruck einer absoluten Abhängigkeit des Muskelsystems vom Skeletsystem, sondern eine Äußerung der Korrelation, welche zwischen beiden Systemen besteht. Denn die Formcharaktere der Skeletstücke, ihre Torsionen, ihre Wachsthumsrichtungen, ihre Rotationen hinsichtlich einander, welche ontogenetisch sich ausbilden oder zu Stande kommen, sind im Laufe der Phylogenese erworben. Und für diesen Erwerb hat gewiss das Muskelsystem als aktives Lokomotionsorgan, als nicht unwichtiger Faktor funktionirt. Am deutlichsten wird uns dieses z. B. für solche Formcharaktere des Skelets, welche sich nicht an demselben ausgebildet haben, als Ausdruck seiner Bedeutung als Stützorgan des Rumpfes. Ich wies dazu schon einmal hin auf die mächtige Verbreiterung des infraspinalen Theiles der Scapula, besonders bei den höheren Primaten. Für das Skelet als Stützapparat hat jene Entfaltung bei diesen Formen, wo die vordere Extremität Greiforgan geworden ist, keinen Sinn, den Impuls dazu müssen wir vielmehr im Muskelsystem suchen, der sich bei einer breiteren Skeletunterlage mächtiger entfalten konnte.

War das Skelet nur rein Muskelunterlage, rein passives Lokomotionsorgan, dann wäre die Form desselben einzig das Resultat der Muskelaktion und der vom aktiven Lokomotionsapparat gestellten Forderungen. Besonders bei den Landthieren aber ist es auch ein Stützapparat des Rumpfes, und auch diese Funktion wirkt von ihrer Seite modificirend und formbestimmend auf das Skelet ein. Wo dieses noch weniger oder gar nicht der Fall ist, wie bei der Flosse, darf man die Skeletform als das fast alleinige Resultat der Muskelwirkungen auffassen, bei den Landthieren dagegen, wo die Stützfunktion mehr

oder weniger auf den Vordergrund dringt, war es nicht mehr das Muskelsystem allein, welches die Form modificirte und bestimmte. Das Muskelsystem bekam als Unterlage ein Skelet, woran von anderer Seite bestimmte Formeigenschaften vorgeschrieben waren. Dadurch muss bei der phylogenetischen Entwicklung der Charakter der Beziehung zwischen Skelet und Muskelsystem ein anderer gewesen sein bei der Flosse und bei der Extremität der Landthiere, dort eine Abhängigkeit des Skelets vom Muskelsystem, eine Bestimmung der Form des ersteren durch letzteres, hier eine korrelative Beziehung, eine Rückwirkung auf einander, ein Eingreifen in einander.

Eine derartige Korrelation besteht nicht bei dem Zustandekommen der Topographie des Nervensystems, hier giebt's nur ein rein passives Gehorchen von allen mechanischen Einflüssen, deren Zusammenwirken das indifferente metamer angeordnete Nervensystem zu seiner ziemlich verwickelten definitiven Zusammensetzung und Topographie überzuführen im Stande war. In diesen Process einzudringen, zu versuchen, in wie weit es uns mit den jetzt vorliegenden metamerologischen Thatsachen und deren Deduktionen möglich ist die Topographie des Nervensystems zu erklären, wird Aufgabe des folgenden Beitrages sein, womit zugleich die Besprechung der oberen Extremität abschließt. (Fortsetzung folgt.)

Litteraturverzeichnis.

1) W. His, Anatomie menschlicher Embryonen. III. Leipzig 1885.
2) Fr. Merkel, Menschliche Embryonen verschiedenen Alters auf Mediarschnitten untersucht. Göttingen 1894.
3) J. Kollmann, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.
4) P. Eisler, Die Homologie der Extremitäten. Halle 1895.
5) G. Ruge, Untersuchung über die Extensorengruppe am Unterschenkel und Fuße der Säugethiere. Morph. Jahrb. Bd. IV.
6) —— Der Verkürzungsprocess am Rumpfe von Halbaffen. Morph. Jahrb. Bd. XVIII.
7) —— Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes bei Säugethieren. Morph. Jahrb. Bd. XIX.
8) H. Braus, Über die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern. Jenaische Zeitschr. Bd. XXXI.
9) A. Rauber, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 4. Aufl. Leipzig 1892.
10) C. Gegenbaur, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 7. Aufl. Leipzig 1899.

Über die Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren.

Eine morphologische Studie.

Von

Dr. med. Simon Paulli,

Prosektor an der kgl. Veterinär- und landwirthschaftl. Hochschule zu Kopenhagen.

I.

Über den Bau des Siebbeins. Über die Morphologie des Siebbeins und die der Pneumaticität bei den Monotremen und den Marsupialiern.

Mit Tafel VII und 16 Figuren im Text.

Bekanntlich finden sich in den Schädelknochen bei vielen Säugethieren luftgefüllte, pneumatische Räume oder Höhlen, deren Namen, Sinus frontalis, maxillaris, sphenoidalis und Cellulae mastoideae, in der Anatomie schon längst eingebürgert sind. Es ist außerdem wohl bekannt, dass diese pneumatischen Räume von verschiedenen Höhlen des Schädels, namentlich von der Nasen- und der Trommelhöhle, entwickelt werden, und die Nasenhöhle ist in dieser Beziehung die wichtigste der beiden Höhlen; sie bildet die Hauptursprungsstelle der pneumatischen Räume, und die nasale Pneumatisation des Säugethierschädels übertrifft an Umfang bedeutend die von der Trommelhöhle entwickelte Pneumatisation.

Ich beabsichtige in drei Arbeiten eine Reihe von Untersuchungen über die Morphologie der von der Nasenhöhle entwickelten Pneumaticität des Säugethierschädels zu veröffentlichen. Das Verständnis der Pneumaticität — sowohl ihres speciellen Verhaltens, als auch ihrer Morphologie — fordert indessen eine sehr genaue Kenntnis vom Baue und der Morphologie des Siebbeins; aber nur für die Prosimier und die Primaten finden sich in der Litteratur genügend detaillirte Untersuchungen, für alle übrigen Säugethiere sind sie lange nicht be-

friedigend, und wir werden daher unsere Untersuchungen außerdem auf die Morphologie des Siebbeins ausdehnen.

In dem vorliegenden, ersten, die Untersuchungen über die Monotremen und Marsupialier enthaltenden Abschnitte werden wir daher außer einer Besprechung der litterarischen Befunde über die Morphologie der Pneumaticität und die des Siebbeins eine Darstellung des Baues des Siebbeins geben; der zweite Abschnitt enthält die Untersuchungen über die Ungulaten, und im dritten werden wir theils die übrigen Säugethierordnungen berücksichtigen, theils eine zusammenfassende Übersicht über die Morphologie des Siebbeins und die der Pneumaticität des Säugethierschädels geben.

I. Litteratur über die Morphologie der Pneumaticität.

Dass die pneumatischen Räume schon oft Gegenstand einer anatomischen Untersuchung gewesen sind, ist gar nicht merkwürdig; es ist an und für sich ein so interessantes Verhältnis, dass viele Schädelknochen ihre Form mittels Ausstülpungen der Nasenschleimhaut erreichen, dass man sich nicht wundern kann, wenn dies früh die Aufmerksamkeit der Zoologen auf sich gelenkt hat. Um so merkwürdiger ist es, dass die Verfasser in der Regel sich immer damit begnügt haben, nur die rein deskriptiv-anatomischen Verhältnisse der Höhlen zu untersuchen; die Litteratur enthält eine große Menge von Beschreibungen über die Größe und die Maße, über die Formen und die Ausbreitung dieser Höhlen; Variationen in der Ausbreitung, ein zufälliger Mangel einer Höhle werden genau notirt — aber das Verhältnis der Höhlen zur Nasenhöhle ist im höchsten Maße vernachlässigt worden; immer und immer findet man nur die Angabe, dass sie in den einen oder den anderen Nasengang einmünden, — eine genaue Bestimmung der Lage ihrer Eingangsöffnungen fehlt aber stets. Nur die menschliche Anatomie macht in dieser wie in so vielen anderen Beziehungen eine Ausnahme, sie hat uns schon längst mit der Lagerung der Eingangsöffnungen von den pneumatischen Räumen bekannt gemacht. Die Entwicklung dieser Räume ist auch lange nicht genügend untersucht worden; nur für den Menschen und für einige Haussäugethiere finden sich nähere Angaben.

Über die Morphologie der Pneumatisation habe ich in der mir zugänglichen Litteratur nur zwei Arbeiten gefunden, nämlich die von Zuckerkandl (1) und von Seydel (2), deren Resultate ich hier näher besprechen werde.

Die Hauptsache der Zuckerkandl'schen Arbeit, welche die ganze Säugethierklasse umfasst, ist eine Untersuchung der Bedeutung des Siebbeins in systematischer und phylogenetischer Hinsicht, und dieser Theil der Arbeit wird, in so fern er die vorliegenden Untersuchungen berührt, später verwerthet werden; hier werden wir nur die Resultate über die Morphologie der Pneumaticität darstellen.

Folgendes muss vorausgeschickt werden: Zuckerkandl theilt die Säugethiere (l. c. pag. 106) hinsichtlich der Architektur des Sinus in nachstehende vier[1] Gruppen:

1. in eine osmatische (größere Mehrheit der Säuger),

2. in eine anosmatische (Ornithorhynchus[2], Wale, Pinnipedien und Primaten), und

3. in eine Gruppe, die eine Mittelstellung zwischen den Osmatikern und Anosmatikern einnimmt (Myopotamus, Lutra).

Es liegt auf der Hand, dass man dieser Eintheilung keinen großen morphologischen Werth beilegen kann; es sind nämlich höchst verschiedene ursächliche Momente, welche die Reduktion des Siebbeins (und des Geruchsorgans im Ganzen) bei den sogenannten »osmatischen« Säugethieren hervorgerufen haben, und die Zusammensetzung der osmatischen Gruppe wird daher auch außerordentlich heterogen; ich glaube, dass es am besten wäre, diese Eintheilung ganz fallen zu lassen.

Seine Auffassung von der Bedeutung der pneumatischen Räume spricht Zuckerkandl in folgenden Sätzen aus (l. c. pag. 107): »dass ihnen die Aufgabe zufällt, einzelne Theile des bei den Osmatikern mächtig entwickelten Geruchsorgans aufzunehmen, und dass ihr Vorhandensein, selbst in den Fällen, in welchen sie leer sind und kaum mehr leisten dürften, als den Kopf vor überflüssiger Schwere zu bewahren, abhängig ist von dem Vorkommen lateraler Riechwülste oder deren Derivate«, und (l. c. pag. 108): »Bei den anosmatischen Thieren genügt die Nasenhöhle zur Beherbergung des Geruchsorgans. Die Sinus werden frei und schwinden entweder, wie z. B. der Sinus sphenoidalis bei den Affen, oder persistiren als leere Cavitäten, wie bei den höheren Primaten, und ihr Auftreten ist, wie gerade vorhin

[1] Zuckerkandl erwähnt nur die drei angeführten Gruppen; die vierte habe ich nicht gefunden.

[2] Zuckerkandl hat Ornithorhynchus nicht an dieser Stelle aufgeführt; ich habe ihn hinzugefügt laut der Angabe Zuckerkandl's (l. c. pag. 12): »Ich möchte überdies das Schnabelthier zu den anosmatischen Thieren zählen, dessen Siebbein in Folge Anpassung an das Leben im Wasser atrophisch geworden ist.«

erwähnt wurde, an die Gegenwart lateraler Riechwülste oder deren Derivate geknüpft.«

Mit anderen Worten lautet die Zuckerkandl'sche Meinung folgendermaßen: die pneumatischen Räume (Sinus sphenoidalis ausgenommen, vgl. unten) sind als eine einfache Vergrößerung der Nasenhöhle aufzufassen, um den nöthigen Raum für das umfangreiche Siebbein zu geben, und sind die Höhlen leer, rührt es von einer Reduktion des Siebbeins her, d. h. Zuckerkandl schließt sich — nur mit wenig modificirten Ausdrücken — an die veraltete und schon längst verlassene Auffassung an, dass die pneumatischen Höhlen Bedeutung für den Geruchssinn haben[1]! Die Ursache dieses fehlerhaften Resultates ist sehr einfach zu finden. Zuckerkandl hat nämlich den Hauptpunkt bei einer morphologischen Untersuchung der Pneumatisation, die Bestimmung der Lage der Einmündungsöffnungen, ganz und gar übersehen; diesen Punkt hat er gar nicht untersucht. Übrigens hat Zuckerkandl außerdem den Fehler gemacht, Theile von der Nasenhöhle mit pneumatischen Räumen zu verwechseln. Nur ein einziges Beispiel sei erwähnt: Zuckerkandl schreibt (l. c. pag. 107): »konstant findet sich die Pars nasalis[2] des Sinus frontalis, welche von Riechwülsten mehr oder minder vollständig ausgefüllt wird;« diese »Pars nasalis der Stirnhöhle« ist gar keine pneumatische Höhle, sie ist nur der oberste hinterste Theil der Regio olfactoria, die vom Siebbein ganz ausgefüllt ist und sich nach vorn unmittelbar in die Nasenhöhle fortsetzt, während die pneumatischen Höhlen, durch Ausstülpungen der Nasenhöhlenschleimhaut entwickelt, Räume bilden, die sich von der Nasenhöhle ganz emancipirt haben und mit ihr durch scharf begrenzte Öffnungen kommuniciren.

Seydel (2), dessen Arbeit nur die Prosimier und die Primaten berücksichtigt, geht von der ganz richtigen Voraussetzung aus, dass eine Homologisirung der pneumatischen Räume bei verschiedenen Säugethieren auf die Lage der Eingangsöffnungen basirt werden muss, und er bestimmt die Lage der Kieferhöhlenöffnung (am vor-

[1] Vgl. z. B. Cuvier (6, T. 3, pag. 677): cependant il est certain, que les animaux, qui ont l'odorat le plus fort, ont aussi ces sinus les plus grands.

[2] Vgl. Zuckerkandl (l. c. pag. 9): Am Stirnbein der meisten osmatischen Säuger z. B. ist zu bemerken, dass nach Herausnahme des Siebbeins eine geräumige Nische im Nasentheile des Frontale zum Vorschein kommt, die am unverletzten Schädel nicht sichtbar ist, weil sie von Riechwülsten ausgefüllt wird. Ich werde diese Nische Pars nasalis oder auch Pars inferior der Stirnbeinhöhle nennen.

deren Rande der Seitenplatte[1]) ganz korrekt. Eben so hat er auch Recht, wenn er meint, dass die Cellulae ethmoidales dem Menschen eigenthümliche Bildungen sind, die keine Bedeutung in phylogenetischer Beziehung haben. Wenn er aber die Stirnbeinhöhle des Menschen mit der bei den Prosimiern homologisirt, dann irrt er sich, und dieser Irrthum ist — wie die nachfolgenden Untersuchungen es zeigen werden — sehr leicht erklärbar, indem die zwei untersuchten Ordnungen, die Prosimier und die Primaten, lange nicht genügen, um die rechte Würdigung der Pneumatisation zu liefern.

Rücksichtlich der Bedeutung der Stirn- und Keilbeinhöhle schließt sich SEYDEL an die ZUCKERKANDL'sche Auffassung ganz an[2]: um den nöthigen Raum für das mächtig entfaltete Siebbein zu schaffen, faltet sich die Nasenhöhle in den umherliegenden Knochen aus; nachdem einmal dieser Process angefangen hat, kann er weiter fortschreiten, ohne dass das Siebbein mit ihm Schritt hält, und es bilden sich dann »leere« Höhlen aus. Wenn aber SEYDEL meint, dass die Höhlen bei den Primaten durch die Reduktion des Geruchsorgans leer geworden sind und sich sekundär von der Nasenhöhle abgegrenzt haben, dann widerspricht dies ganz und gar den Entwicklungsverhältnissen, zufolge derer die pneumatischen Höhlen nicht nur bei den Primaten, sondern bei allen Säugethieren ursprünglich als distinkte, »leere« Ausstülpungen der Nasenschleimhaut entwickelt werden.

Die Regio olfactoria bei den Säugethieren verlängert sich nach hinten in den Körper des vorderen Keilbeins hinein und bildet hier

---

[1] SEYDEL hat (l. c. pag. 10 und 29) die Bezeichnung »Sammelleiste« für den vorderen Rand der Seitenplatte eingeführt; dieser Terminus ist nicht nothwendig. Bei den von mir untersuchten Thieren habe ich keine solche »Sammelleiste« gefunden.

[2] Vgl. SEYDEL (l. c. pag. 15): »Mit der höheren Entwicklung des Geruchssinnes gewinnt der periphere Apparat eine mächtigere Entfaltung und für diese wird Raum geschaffen durch Ausbuchtungen der Nasenhöhle in das Keil- und Stirnbein hinein. Nachdem einmal die Bildung solcher Nebenräume angebahnt ist, kann der Process noch weiter fortschreiten, ohne dass der gewonnene Raum in den direkten Dienst des Geruchssinnes tritt. Es findet sich dann, wie es zum Beispiel häufig am Sinus frontalis der Fall ist, nur ein Theil des Sinus mit Muscheln erfüllt. In dem Maße als der Geruchssinn an Dignität verliert, schwinden die Muschelbildungen in den Sinus. Diese schwinden gleichfalls (niedere Affen), oder aber sie bleiben als leere Cavitäten erhalten und können sogar noch weiter ausgebildet werden; schließen sich aber dann bis auf kleine Öffnungen gegen die Nasenhöhle ab (Platyrrhini, anthropoide Affen, Mensch).«

eine mehr oder minder tiefe Aushöhlung, die beim erwachsenen Säugethiere vom Siebbeine ganz ausgefüllt wird. Dieses hat schon Dursy (5) durch embryologische Untersuchungen konstatirt und ganz klar betont, dass diese Verlängerung keine »Keilbeinhöhle« sondern nur ein Theil der ursprünglichen Nasenhöhle ist, und er gewinnt durch Vergleichung das Resultat, dass die Keilbeinhöhle beim Menschen[1] dieser Verlängerung homolog ist, und dass die Lamina transversalis der Säugethiere den Ossiculis Bertini beim Menschen entspricht[2]. Der Darstellung Zuckerkandl's nach findet sich der Sinus sphenoidalis bei den osmatischen Säugern entweder wie eine »Keilbeinnische« oder wie eine »Keilbeinhöhle« entwickelt; die Nische ist die erwähnte Verlängerung der Regio olfactoria, und die Bedeutung derselben hat er richtig aufgefasst[3]; wenn er aber schreibt (l. c. pag. 106), dass »der Unterschied zwischen der Keilbeinnische und der Keilbeinhöhle kein principieller, sondern bloß ein gradueller ist«, dann macht er sich dabei einer Verwechselung eines Theils der Nasenhöhle mit einem pneumatischen Raume schuldig, denn die »Keilbeinhöhle« Zuckerkandl's ist — wie aus den folgenden Untersuchungen hervorgeht — ein echter pneumatischer Raum, welcher gar keinen Theil des Siebbeins beherbergt; in der Auffassung von den Ossiculis Bertini schließt er sich Dursy und Cleland (10) an; ich werde später auf diesen Punkt zurückkommen.

---

[1] Vgl. Dursy (5, pag. 197): »Ein weiterer Unterschied zwischen dem Menschen und den Säugethieren besteht darin, dass das hintere in der Keilbeingegend gelegene blinde Ende (von der knorpeligen Nasenkapsel) bei den Säugethieren eine viel mächtigere Ausbildung zeigt, vor Allem also viel geräumiger ist. Bei dem Menschen dagegen verengert sich dieses Ende so plötzlich, dass es nur wie ein kleiner in der Abschnürung von dem übrigen Rohr begriffener Anhang erscheint, welcher seine ursprüngliche Bedeutung als hinterstes Ende der Regio olfactoria aufgiebt und nur eine Nebenhöhle darstellt (Sinus sphenoidalis). Bei den Säugethieren kommt es daher gar nicht zur Entstehung einer die Rolle einer Nebenhöhle spielenden Keilbeinhöhle, es nimmt vielmehr das vordere Keilbein geradezu den hinteren Theil der Regio olfactoria in sich auf.«

[2] Diese Homologie ist — nur ganz beiläufig — schon von Cleland (10) ausgesprochen worden.

[3] Vgl. Zuckerkandl (1, pag. 106): »In der Keilbeinnische steckt bei den Thieren mit fünf Riechwülsten ein Theilstück des fünften Riechwulstes, bei jenen mit mehr als fünf Riechwülsten (z. B. Echidna, Dasypus und Bradypus) mehrere Riechwülste, welche die Nische beinahe vollständig ausfüllen. Die Keilbeinnische hat, nach diesen Befunden zu urtheilen, offenbar die Aufgabe, Riechwülste zu beherbergen.«

II. Bau und Morphologie des Siebbeins.

Die Regio olfactoria bildet bekanntlich den hintersten Theil der ganzen Nasenhöhle beim erwachsenen Säugethier und ist überall ganz abgeschlossen, ausgenommen nach vorn, wo sie sich unmittelbar in die Regio respiratoria fortsetzt. Die knöcherne Grundlage wird größtentheils vom Siebbein gebildet, während die umherliegenden Knochen nur geringen Antheil daran nehmen.

Im Folgenden werden wir eine Darstellung vom Bau des Siebbeins[1] geben, mit besonderer Rücksicht auf die anatomischen Details, die für unsere Untersuchungen bedeutungsvoll sind.

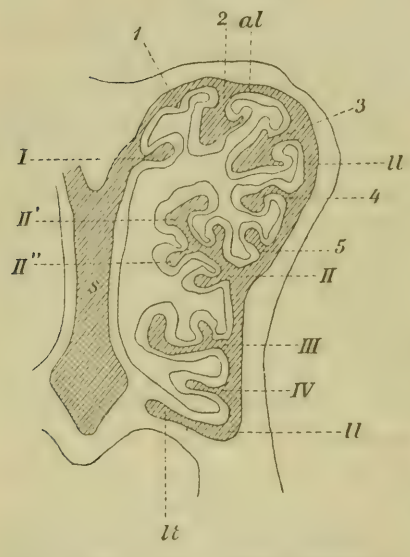
Zum Verständnis von dem Baue des Siebbeins wird folgende schematische Darstellung dienen, indem das Siebbein so orientirt gedacht ist, als ob es sich in einem Kopfe befinde, der mit entferntem Unterkiefer auf einer horizontalen Ebene ruht: Das isolirte Siebbein ist von einem System von Platten umgeben, wie die Wände eines Kästchens gelagert, dessen Binnenraum durch eine vertikale, längslaufende Mittelebene in zwei Hälften getheilt ist. Das Kästchen öffnet sich vorn in seiner ganzen Höhe und Breite, und außerdem sind die Räume der beiden Hälften von hinten her zugänglich, indem die hintere Wand nicht bis zum Boden des Kästchens hinabreicht. Die hintere Wand des Kästchens ist die bei den Säugethieren frontal gelagerte Siebplatte, die längslaufende Mittelebene ist die Lamina perpendicularis, und die beiden Seitenwände sind die Seitenplatten des Siebbeins, Lamina lateralis Dursy (Lamina maxillaris Seydel); nach oben werden die Räume durch die flügelförmigen Verlängerungen (Alae laminae perpendicularis), die vom oberen Rande der Mittelplatte entspringen, nach unten von einer querliegenden Platte, Lamina transversalis Harrison-Allen (ethmo-vomerine plate Cleland, Lamina terminalis Zuckerkandl) abgeschlossen.

Das Siebbein wird bekanntlich aus dem hinteren Theil der knorpeligen Nasenkapsel entwickelt, die sich während der Entwicklung wie ein System von Knorpelplatten, in der geschilderten Weise geordnet, ausbildet (vgl. Textfig. 1). Die sagittale Mittelebene, deren

[1] Die nachfolgende Darstellung vom Bau des Siebbeins stützt sich theils auf die Arbeiten von Cuvier (6), Owen (7), Dursy (5), Cleland (10), Milne-Edwards (8), Schwalbe (4), Harrison-Allen (3), Zuckerkandl (1), Seydel (2) und Mihalkovicz (9), theils und namentlich auf meine eigenen Untersuchungen; die Darstellungen bei den citirten Verfassern sind in mehreren Beziehungen zu mangelhaft.

hinterster verknöcherter Theil die Lamina perpendicularis bildet, theilt sich dem oberen Rande entlang in zwei Platten (*al* Textfig. 1), die, einen aufwärts konvexen Bogen bildend, sich auswärts strecken (Alae lam. perpendic.) und dann nach unten umbiegen, die Seitenwand der Nasenkapsel, Seitenplatte des Siebbeins (*ll* Textfig. 1) herstellend[1]. Der untere Rand der Seitenplatte biegt sich um und streckt sich als Lamina transversalis (*lt* Textfig. 1) einwärts gegen die Lamina perpendicularis, mit welcher sie sich vereinigt (doch nur im hintersten Theil) und dadurch die Regio olfactoria nach unten von der Regio respiratoria abschließt; vorwärts, vor und theils unter der Anlage der Seitenmassen des Siebbeins, verlängert sich die Seitenplatte in die Schleimhautfalte hinein, welche das Maxilloturbinale bildet. Die Verknöcherung des Plattensystems ist nie vollständig, indem ein Theil des Knorpels resorbirt wird; dies ist mit den flügelförmigen Ausbreitungen der Mittelplatte und mit der Seitenplatte der Fall. Die verknöcherten Alae (vgl. *alp* Textfig. 3) bilden nur ein Paar schmale, flügelförmige Ausbreitungen vom oberen Rande der Mittelplatte[2], und die Nasen- und Stirnbeine bilden daher in dieser Strecke die Decke der Regio olfactoria. Die knöcherne Seitenplatte ist in der Regel auch nicht vollständig; ihr Umfang variirt sehr, aber selbst bei den Thieren, bei denen sie eine recht ansehnliche Größe

Fig. 1.



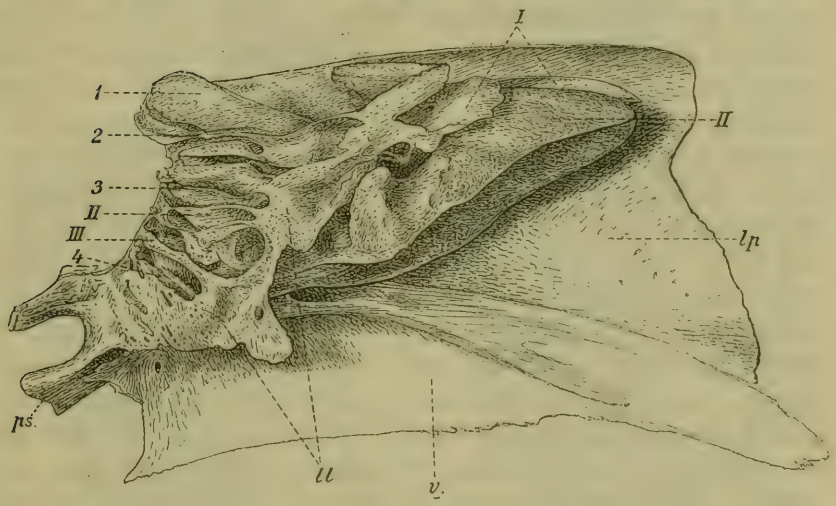
Neugeborener Hund. Schnitt durch die linke Hälfte der Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. Die knorpeligen Theile der Nasenkapsel sind schraffirt. *s* Nasenscheidewand; *al* Ala laminae perpendicularis; *ll*—*ll* Seitenplatte; *lt* Lamina transversalis, die in diesem Schnitte die Lamina perpendic. nicht erreicht; *I*—*IV* erstes bis viertes Endoturbinale; *II'* und *II''* zweiter und dritter Riechwulst; *1*—*5* erstes bis fünftes Ektoturbinale. Die Ethmoturbinalien befinden sich in verschiedenen Entwicklungsstadien: *1* eben angelegt, *I*, *5* und *IV* einfach plattenförmig, bei *III* beginnende einfache Einrollung, bei *2* und *3* doppelte Einrollung.

[1] Bei ganz jungen Embryonen ist die knorpelige Seitenplatte stark nach außen gebogen.

[2] Bei einzelnen Thieren, z. B. beim Pferde, sind die Flügel so breit, dass sie im hinteren Theil den oberen Rand der Seitenplatte erreichen.

erreicht, vermag sie doch nicht das Siebbein vollständig von der Seite her zu decken; ein hinterer Theil vom Siebbein ist immer frei, und hier wird das Fehlende durch das Stirnbein oder Praesphenoid supplirt (vgl. *ll* Textfig. 2). Die Verknöcherung der Lamina transversalis geht von zwei Ossifikationspunkten aus, einem in jeder Hälfte; beim isolirten und macerirten Siebbein zeigt sie sich wie zwei Platten (*lt* Textfig. 4), welche sich von den unteren Rändern der Seitenplatten einwärts erstrecken, aber nicht in der Mittellinie

Fig. 2.



Halmaturus Benettii. Das isolirte Siebbein mit dem vorderen Keilbein (*ps*) und mit dem Vomer (*v*) zusammengewachsen, von der rechten Seite gesehen. *lp* Lamina perpendicularis; *ll* Lamina lateralis; diese ist unvollständig und Theile der Ethmoturbinalien kommen zum Vorschein; *I*, *II* und *III* erstes bis drittes Endoturbinale; *II* links von der Figur und *III* zeigen die Seitenränder der Basallamellen des zweiten und dritten Endoturbinale; *II* rechts von der Figur zeigt den großen vorgestülpten Theil des zweiten Riechwulstes; *1*, *2*, *3* und *4* erstes bis viertes Ektoturbinale; die von den Zahlen ausgehenden punktirten Linien zeigen die Seitenränder der Basallamellen.

mit einander verschmelzen; der Spalt zwischen ihnen wird vom untersten, dicken, knorpeligen Randtheil der Lamina perpendicularis ausgefüllt, welcher von unten her vom Vomer umfasst wird, und dieser Knochen wächst früh mit den medialen Rändern der beiden Hälften der Lamina transversalis zusammen (Textfig. 7). Zufolge der nach hinten zugespitzten Form der knorpeligen Nasenkapsel bildet jede Hälfte der Lamina transversalis eine dreieckige Platte, deren Spitze nach hinten gerichtet ist; die Basis ist der vordere, freie, in der Regel konkave Rand.

In den beiden vom Plattensysteme umschlossenen Räumen

werden die Seitenmassen des Siebbeins, das Labyrinth, aus den obersten, dicken Theilen der Seitenplatten entwickelt.

Jede Seitenmasse enthält eine Anzahl von Ethmoturbinalien[1] (Siebbeinzellen, Muscheln, Proc. ethmoidales früherer Autoren etc.). Um den Bau derselben zu verstehen, muss daran erinnert werden, dass die Ethmoturbinalien in Form parallel laufender, abgerundeter Wülste entwickelt werden, die sich von der Lamina cribrosa auf die innere Fläche der Seitenplatte hervorstrecken. In diesen Wülsten, die ursprünglich aus einer Schleimhautverdickung bestehen, wird später ein unterstützender Knorpelstreifen[2] gebildet, der mit den knorpeligen Sieb- und Seitenplatten zusammenwächst. Während der folgenden Entwicklung wachsen der Wulst und der Knorpelstreifen gegen die Lamina perpendicularis hervor: der ursprüngliche Wulst bildet nun eine transversal gestellte Platte. Der Knorpelstreifen verknöchert später im Zusammenhang mit den übrigen Theilen des Siebbeins. Gleichzeitig mit dem plattenförmigen Hervorwachsen erleiden die Wülste mehrere Umformungen; die Schleimhaut faltet sich wie eine Längsfurche in die eine (vgl. *4* in Textfig. 1) oder in beide (vgl. *2* und *3* in Textfig. 1) Flächen der verdickten Randtheile der Wülste hinein, so dass der Querschnitt eines Ethmoturbinale mit Schleimhauteinstülpungen in beiden Flächen auf diesem Entwicklungsstadium pilzförmig erscheint. Indem diese Längsfurche sich nach und nach spiralförmig in den Wulst hineinschiebt, wird der Randtheil desselben zu einem tütenförmig eingerollten Blatte umgebildet; faltet die Schleimhaut sich in beide Flächen hinein, werden zwei in entgegengesetzter Richtung eingerollte Blätter gebildet.

Der Typus eines Ethmoturbinale ist, nach diesen Entwicklungsverhältnissen zu urtheilen, eine Platte, die sich, mit ihrem hintersten Rande an die Siebplatte und mit ihrem lateralen Rande an die Seitenplatte geheftet, transversal durch den einen Raum des Plattensystems gegen die Lamina perpendicularis erstreckt; der vordere, der Regio

---

[1] Ich gebrauche die von Owen (7) und Harrison-Allen (3) eingeführte Terminologie, nur in einzelnen Punkten mit der von Schwalbe (4) und Seydel (2) vorgeschlagenen ergänzt. Die Owen'sche und Allen'sche Terminologie betreffend sei noch erwähnt, dass das Wort »Ethmoturbinale« bei diesen Verfassern theils die ganze Seitenmasse, theils deren einzelne Elemente bezeichnet; ich gebrauche das Wort, um damit das Element des Siebbeins zu bezeichnen.

[2] Mihalkovicz (9, pag. 58) giebt an, dass die Knorpelplatten in den Muscheln beim Menschen nicht durch Hervorsprossen von der knorpeligen Seitenplatte, sondern durch lokale Differenzirung des Bindegewebes in den Schleimhautwülsten entstehen und sekundär mit der Seitenplatte zusammenwachsen.

respiratoria zugewandte Rand und der mediale, nur eine kurze Strecke von der Lamina perpendicularis entfernte Rand der Platte sind frei. Diese einfache Plattenform findet sich nur bei einzelnen Ethmo-

Fig. 3.

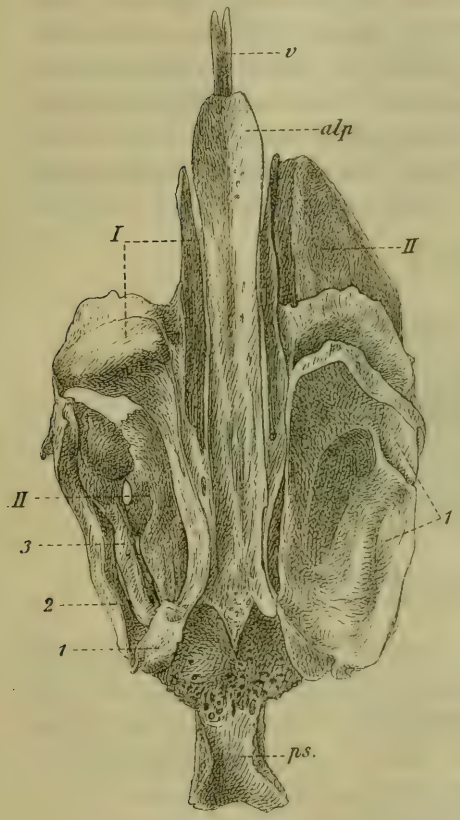


Fig. 4.

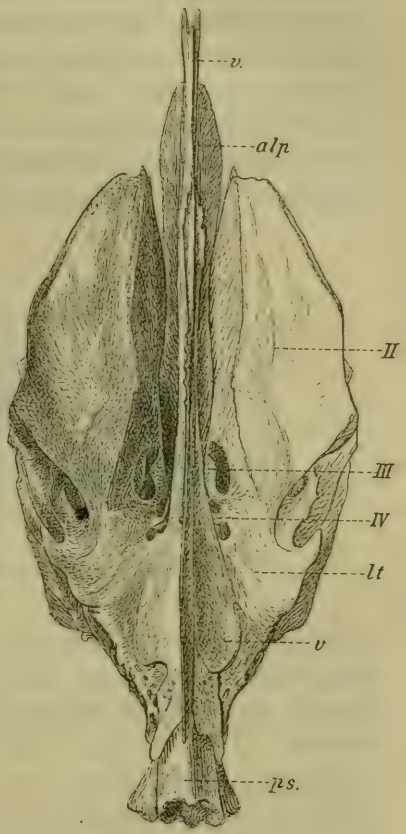


Fig. 3. *Halmaturus Benettii.* Siebbein, vorderes Keilbein und Vomer von oben gesehen; an der linken Seite sind der vordere Theil des zweiten Endoturbinale, erstes Ektoturbinale und der größte Theil vom zweiten Ektoturbinale entfernt; die Buchstaben wie in Fig. 2. *alp* Ala laminae perpendicularis.

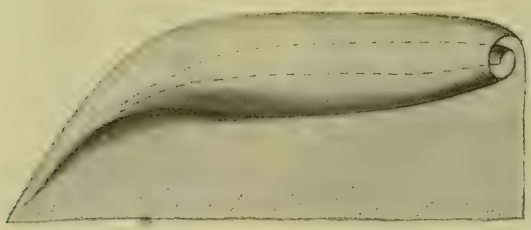
Fig. 4. Derselbe, von unten gesehen. *lt* Lamina transversalis; *II—IV* zweites bis viertes Endoturbinale. Die von *II* ausgehende Linie zeigt den großen vorgestülpten Theil des zweiten Riechwulstes. Die Buchstaben wie in Fig. 2 und 3.

turbinalien; in der Regel wird sie dadurch komplicirt, dass der freie mediale Rand tütenförmig eingerollt ist. Die Einrollung[1] ist der

[1] Ich will nicht unterlassen zu betonen, dass es streng genommen nicht korrekt ist, von einer Einrollung zu sprechen; sie ist eine »Einfaltung«, aber aus praktischen Gründen gebrauche ich stets das Wort »Einrollung«.

Riechwulst des Ethmoturbinale (Schwalbe)[1], die Platte seine Basallamelle (Seydel). Je nach dem Verhältnisse der Einrollung lassen sich zwei Typen von Riechwülsten unterscheiden: Der einfachste Typus hat die in Textfig. 5 dargestellte Form; der Riechwulst wird durch einfache Einrollung des Randtheils gebildet, aber in solcher Weise, dass die Einrollung vorn abgeschlossen und nur von der Fläche der Basallamelle zugänglich ist; dieses Verhältnis kommt dadurch zu Stande, dass die von der Schleimhaut sich einfaltende Längsfurche nicht bis zum vorderen freien Rande der Basallamelle reicht, sondern ein kurzes Stück hinter diesem aufhört. Die Einrollung fängt kurz vor der Siebplatte an, nimmt vorwärts an Höhe zu (Radius

Fig. 5.



Der Typus des Ethmoturbinale, dessen Riechwulst durch einfache Einrollung gebildet ist.

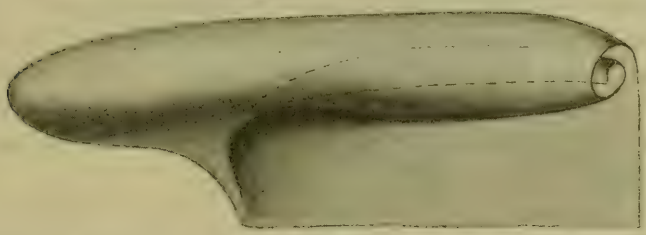
der Einrollung vergrößert sich), aber verliert sich allmählich gegen den vorderen Rand der Basallamelle hin; sie kann einfach oder doppelt sein, und im letzterwähnten Falle sieht man auf einem Querschnitte (*II* in Textfig. 7 und 8), dass die Basallamelle sich am medialen Rande in zwei Blätter spaltet, die in entgegengesetzter Richtung eingerollt sind.

[1] Die von Schwalbe (4) eingeführte Terminologie berücksichtigt nur die Riechwülste, die in »Stiel« (den schmalen Ursprungstheil), »Anschwellung« (den vordersten, vorgestülpten Theil) und »Haftfalte« (den vordersten Rand der Basallamelle) eingetheilt werden. Diese Eintheilung hat, wie Seydel (2, pag. 12 Anm.) sehr richtig bemerkt, nur praktische Bedeutung (d. h. in rein deskriptiver Beziehung), und wenn er dann hinzufügt: »sie führt, namentlich in Verbindung mit den von Zuckerkandl gegebenen schematischen Darstellungen, entschieden zu falschen Vorstellungen, und man thut aus diesem Grunde wohl am besten, wenn man sie ganz fallen lässt. Die von den Einrollungen umschlossenen Hohlräume als Siebbeinzellen zu bezeichnen, halte ich nicht für zweckmäßig. Die Siebbeinzellen des Menschen haben mit diesen Bildungen nichts zu thun« — so schließe ich mich an diese Äußerung ganz an.

Beim zweiten Typus der Riechwülste (vgl. Textfig. 6) ist der Randtheil der Basallamelle in ähnlicher Weise wie beim ersten eingerollt, aber hierzu kommt noch, dass das vordere abgeschlossene Ende der Einrollung nach vorn vorgestülpt ist; dieser vorgestülpte Theil tritt mit sehr verschiedenen Formen (abgerundet, zungenförmig etc.) auf und erreicht oft eine ansehnliche Größe; der von ihm umschlossene Raum setzt sich nach hinten unmittelbar in den von der Einrollung umschlossenen fort.

Die Oberfläche, d. h. die gegen die Lamina perpendic. gerichtete Fläche der Riechwülste ist sehr häufig glatt, aber bei vielen Säugethieren mit Einfaltungen in der Regel in Form von Längsfurchen

Fig. 6.



Der Typus des Ethmoturbinale, dessen Riechwulst theils durch Einrollung, theils durch Hervorstülpung des vorderen Randtheils gebildet ist. (Nach Seydel, modificirt.)

versehen (*II* und *V* Textfig. 9 und *III* Textfig. 7); die Riechwülste treten daher in verschiedenen Formen auf, die nach Zuckerkandl (1) in der Hauptsache für die einzelnen Säugethierordnungen charakteristisch sind.

Bei vielen, namentlich den größeren Ethmoturbinalien findet man sekundäre Blätter, mit ähnlichen Einrollungen wie den erwähnten versehen, von der einen oder von beiden Flächen der Basallamelle entspringend; wenn diese Blätter sich in größerer Anzahl finden und selbst abermals mit anderen, eingerollten tertiären Blättern versehen sind, dann zeigt sich der Querschnitt eines solchen Ethmoturbinale als ein stark verästelter Baum (vgl. Textfig. 7 und 9).

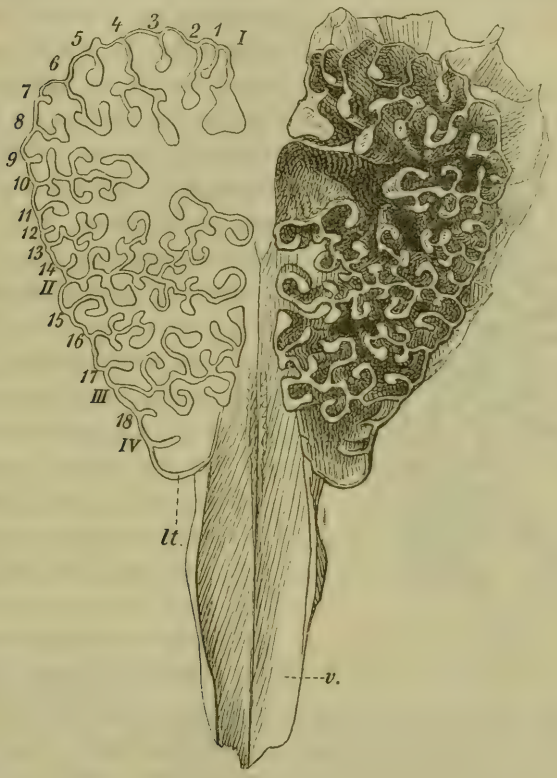
Die Anzahl der Riechwülste entspricht in der Regel der der Ethmoturbinalien — jedes Ethmoturbinale bildet einen Riechwulst. Häufig aber findet man (z. B. bei Ungulaten, Carnivoren, Nagern), dass eine Basallamelle ein kürzeres oder längeres Stück vom Ursprunge von der Siebplatte sich in zwei Blätter spaltet, jedes einen Riechwulst bildend (vgl. *II'* und *II''* Textfig. 7, 10 und 11);

während des weiteren Verlaufs der Basallamelle wird diese Spaltung mitunter vollständig; sie theilt sich in zwei Basallamellen, die selbständig an der Seitenplatte angeheftet sind. Der entgegengesetzte Fall findet sich auch, aber seltener; zwei von der Lamina cribrosa selbständig entspringende Ethmoturbinalien laufen auf der Seitenplatte konvergirend vorwärts, und die Basallamelle des einen geht nach und nach von der Seitenplatte auf die Basallamelle des anderen über, so dass die ursprünglich selbständige Basallamelle sich jetzt als ein anscheinend sekundäres Blatt zeigt. Eine scheinbare Vergrößerung von der Anzahl der Ethmoturbinalien kann auch dadurch hervorgebracht werden, dass ein ursprünglich sekundäres Blatt allmählich von der Basallamelle zur Seitenplatte übergeht. Es ist nothwendig, bei der Angabe der Zahl der Ethmoturbinalien sich dieser Verhältnisse zu erinnern; eine Spaltung oder eine Zusammenschmelzung von Basallamellen hat zur Folge, dass die Anzahl je nach der Entfernung von der Lamina cribrosa variirt. Die Anzahl der Ethmoturbinalien eines Siebbeins wird durch die von der Siebplatte selbständig entspringenden Basallamellen bestimmt.

Die Oberflächenvergrößerung, die mittels der Entwicklung der Riechwülste und der sekundären und tertiären Blätter erreicht wird, ist bei mehreren Säugethieren (z. B. Ungulaten, Edentaten, Nagern) durch eine Pneumatisation hervorgebracht worden. Dieser Process, welcher in der Regel nur einzelne Ethmoturbinalien eines Siebbeins betrifft, ist entweder ein Theil der ganzen Pneumatisation des Schädels, indem die pneumatischen Räume in den Schädelknochen Verlängerungen absenden, die sich in die Basallamellen der Ethmoturbinalien hineinschieben, oder die Pneumatisation ist ein für das betreffende Ethmoturbinale selbständiger Process; die Schleimhaut faltet sich von einer kleinen, begrenzten Stelle in die ursprünglich solide Anlage des Ethmoturbinale hinein und bildet in dieser eine oft ansehnliche Höhle. Die Gestalt des Ethmoturbinale wird durch diesen Process geändert, aber in verschiedener Weise je nach der Ausbreitung der Pneumatisation. Wenn die Höhle sich durch die ganze Breite der Basallamelle verlängert, wird das Ethmoturbinale zu einem Walle umgebildet, welcher mit breiter Basis an der Seitenplatte angeheftet ist; die Höhle reicht in der Regel nie bis an die Ursprungsstelle der Basallamelle von der Lamina cribrosa, hier findet man immer die typische, eingerollte Form. Mitunter ist die Pneumatisation auf den Ursprungstheil der Basallamelle von der Seiten-

platte begrenzt, und dieser Theil bildet dann einen niedrigen Wall, von dessen medialer Fläche die Basallamelle sich gegen das Septum verlängert und hier einen Riechwulst durch Einrollung in gewöhnlicher Weise bildet.

Fig. 7.

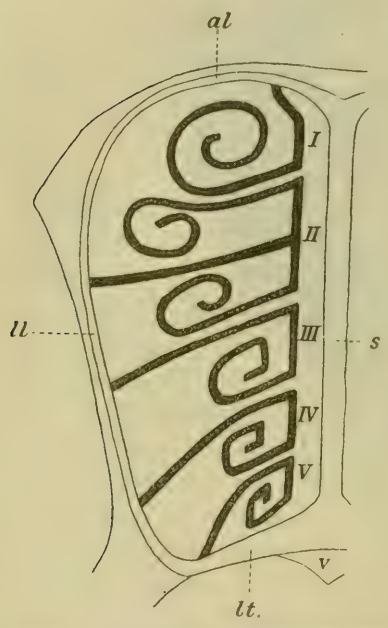


Das Siebbein, von hinten gesehen, und der mit ihm zusammengewachsene Vomer (*v*) eines neugeborenen Kalbes, durch Maceration hergestellt; Lamina cribrosa, Lam. perpendicularis und fünftes Endoturbinale sind noch nicht verknöchert. In der linken Hälfte sind nur die Ursprungslinien der Basallamellen von der Siebplatte durch Kontourlinien gezeichnet; in der rechten Hälfte sind sowohl die Basallamellen mit ihren Riechwülsten als die sekundären Blätter sichtbar. *I—IV* erstes bis viertes Endoturbinale; *1—18* erstes bis achtzehntes Ektoturbinale; *lt* Lamina transversalis. Die Ethmoturbinalien sind in drei Reihen geordnet (vgl. den Text).

Die Ethmoturbinalien sind in typischer Weise gelagert; von der Sieb- und der Seitenplatte entspringend strecken sich die Basallamellen radial geordnet durch den Raum des Plattensystems (vgl. Textfig. 7); von der Decke der Regio olfactoria strecken sich die oberen Basallamellen vertikal nach unten, während die unteren sich von der Lamina transversalis emporheben. Auf einem Schnitte

durch die sagittale Mittelebene des Kopfes sieht man nach Entfernung der Nasenscheidewand die Riechwülste wie eine Reihe von niedrigen, abgerundeten Wällen, von der Siebplatte sich vorwärts und wenig schräg nach unten erstreckend und von einander durch enge Spalten geschieden (vgl. Taf. VII Fig. 1); jeder Riechwulst entspringt mit einem schmalen Theil (SCHWALBE's »Stiel«) von der Lamina cribrosa und nimmt nach vorn allmählich an Höhe zu. Sowohl die Höhe als die Länge der Riechwülste nehmen von oben nach unten in der Reihe ab, und der unterste bildet einen ganz niedrigen und kurzen Wall oder nur einen schmalen Kamm. Beim Numeriren der Riechwülste und dadurch in der Regel zugleich der Ethmoturbinalien wird der oberste als Nr. 1 bezeichnet. Dieses, erstes Ethmoturbinale, Nasoturbinale, nimmt eine Sonderstellung unter den Ethmoturbinalien ein, indem es nicht allein das größte ist, sondern außerdem sich nach vorn weit vor der Ethmoidalregion fortsetzt, in der Regel durch die ganze Nasenhöhle verlaufend mit seiner Basallamelle an der Unterseite des Nasenbeins angeheftet, an der Übergangsstelle der oberen in die laterale Nasenhöhlenwand. Seine Sonderstellung wird noch mehr dadurch hervorgehoben, dass nur der hinterste Theil von dem Knochenblatte, welches seine Grundlage bildet, dem Siebbein zugehört und mit Sinnesepithel bekleidet ist, während der größte vordere Theil des Blattes, der in der Regio respiratoria, vom Maxilloturbinale durch den mittleren Nasengang geschieden, liegt und Flimmerepithel trägt, vom Nasenbein entwickelt wird (Marsupium nasale KRAUSE). Das Marsupium, welches sich bei den meisten Säugethieren bis an die Apertura

Fig. 8.



Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle eines Säugethieres, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel, den Typus eines einfach gebauten Siebbeins gebend. Die Ethmoturbinalien, *I*—*V* (Endoturbinalien) sind in einer Reihe gelagert und die Riechwülste theils durch einfache (*I* und *III*—*V*), theils durch doppelte (*II*) Einrollungen gebildet. *s* Septum; *al* Ala lam. perpendic.; *ll* Lam. lateralis; *lt* Lam. transversalis; *v* Vomer.

pyriformis[1] erstreckt, bildet entweder eine einfach gebogene Platte, die an Höhe nach vorn abnimmt, oder es ist in ähnlicher Weise wie die Ethmoturbinalien eingerollt (die Einrollung ist stets nach vorn offen) und bildet eine direkte Fortsetzung des eingerollten, ethmoidalen Theils des Nasoturbinale. Zweiter, dritter und bisweilen vierter Riechwulst verlängern sich ebenfalls, aber viel kürzer als das Nasoturbinale, nach vorn in die Regio respiratoria hinein und sind in dieser Strecke mit Flimmerepithel bekleidet.

Nur bei ganz wenigen Säugethieren, z. B. bei Ornithorhynchus ist das Siebbein in der erwähnten einfachen Weise gebaut; bei den meisten Säugethieren kommt nur eine geringe Zahl der Ethmoturbinalien mit ihren Riechwülsten auf dem sagittalen Schnitte zum Vorschein, und diese werden Endoturbinalien genannt (mediale Riechwulstreihe ZUCKERKANDL), aber von ihnen bedeckt finden sich noch andere, die Ektoturbinalien[2] (laterale Riechwulstreihe ZUCKERKANDL). Die Ektoturbinalien können eine einfache Reihe bilden; sie liegen in den Zwischenräumen zwischen den Endoturbinalien (vgl. Textfig. 9) und kommen erst nach Entfernung ihrer Riechwülste zum Vorschein. Aber häufig findet sich eine große Anzahl derselben, viel größer als die der Endoturbinalien (vgl. Textfig. 10 und 11), und die Ektoturbinalien sind dann in zwei Reihen geordnet: wenn die Riechwülste der Endoturbinalien entfernt werden, tritt zwischen ihren Basallamellen eine Reihe von Ektoturbinalien hervor, die mediale

[1] Eine Schleimhautfalte von einem Knorpelblatte unterstützt, bildet eine genaue Fortsetzung des Marsupiums und verliert sich allmählich gegen das äußere Nasenloch hin.

[2] SEYDEL (2, pag. 9) hat eine andere Terminologie vorgeschlagen; er theilt die Ethmoturbinalien nach ihrer Lage in zwei Gruppen: »in solche, welche an der Wand der Nasenhöhle selbst angeheftet sind und den Hohlraum der letzteren erfüllen (eigentliche Siebbeinmuscheln) und in solche, welche in den Sinus stecken und von den Wandungen derselben entspringen. Letztere werde ich nach dem Knochen benennen, zu dem ihr Ursprung Beziehung hat, z. B. frontale Muscheln, analog der Bezeichnung Nasoturbinale, Maxilloturbinale.« Es ist eigentlich selbstverständlich, dass eine Terminologie, auf die Ursprünge der Ethmoturbinalien von den umherliegenden Knochen basirt, ganz unbrauchbar ist, und dies wird auch aus den nachfolgenden Untersuchungen ganz klar hervorgehen; die von OWEN und ALLEN eingeführte Terminologie ist meiner Meinung nach die beste. SEYDEL macht übrigens denselben Fehler, den ZUCKERKANDL gemacht hat: dass Ethmoturbinalien sich in den pneumatischen Räumen befinden; ich habe es nicht früher erwähnt, weil SEYDEL nur eine ganz kurze Darstellung über diese Frage in seiner Einleitung gegeben hat, und diese Darstellung stützt sich außerdem auf ein sehr sparsames und für seinen Zweck sehr unglücklich gewähltes Material.

Reihe oder die medialen Ektoturbinalien, und nach Entfernung der Riechwülste dieser Reihe kommt eine andere zum Vorschein, die laterale Reihe oder die lateralen Ektoturbinalien (vgl. Taf. VII Fig. 1, 2 und 3 und Textfig. 7, 10 und 11). Die Lage eines Ethmoturbinale wird durch die Breite seiner Basallamelle bestimmt;

Fig. 9.

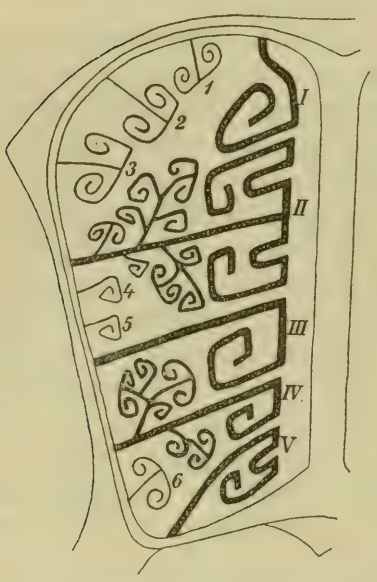


Fig. 10.

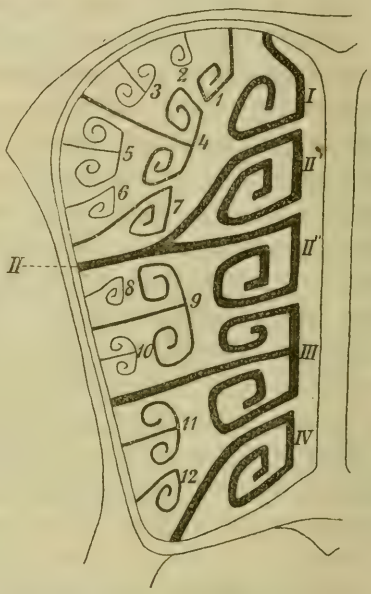


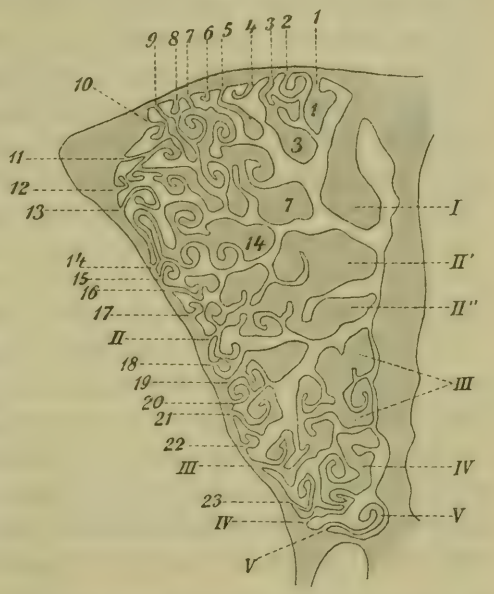
Fig. 9. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle eines Säugethieres dicht vor der Siebplatte und ihr parallel, den Typus eines Siebbeins mit 5 Endoturbinalien (*I—V*) und mit einer einfachen Reihe von Ektoturbinalien (*1—6*) darstellend. Die Basallamellen des zweiten und vierten Endoturbinale sind mit eingerollten, sekundären und tertiären Blättern versehen. Zweiter und fünfter Riechwulst (*II* und *V*) trägt Längsfurchen.

Fig. 10. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle eines Säugethieres dicht vor der Siebplatte und ihr parallel, den Typus eines Siebbeins darstellend, dessen Ektoturbinalien in zwei Reihen geordnet sind, in einer medialen (*1, 4, 7, 9, 11, 12*) und in einer lateralen (*2, 3, 5, 6, 8, 10*). Die Basallamelle des zweiten Endoturbinale (*II*) theilt sich in zwei Blätter, jedes einen Riechwulst (*II'* und *II''*) bildend.

mittels eines genauen Ausmessens der Breite der Basallamellen kann man die Ethmoturbinalien in noch mehrere Reihen ordnen, aber die angegebene Eintheilung genügt unserem Zwecke vollständig. Die Ektoturbinalien sind in typischer Weise gelagert; die meisten (oft eine ansehnliche Anzahl) liegen zwischen erstem und zweitem Endoturbinale; die Menge nimmt in den folgenden Zwischenräumen ab, und in dem letzten oder in den beiden letzten fehlen sie (vgl. Textfig. 7 und 11).

Der Übersicht und der Vergleichung halber habe ich in den nachfolgenden Untersuchungen folgendes Markensystem für die Ethmoturbinalien eingeführt: die Endoturbinalien werden mit römischen Ziffern und das oberste, Nasoturbinale, mit I bezeichnet (Textfig. 8 und 9); wenn mehrere Riechwülste von einer Basallamelle entspringen, werden sie mit markirten römischen Ziffern, der Nummer der Basallamelle entsprechend, bezeichnet (Textfig. 10 und 11). Die Ektoturbinalien werden mit arabischen Ziffern markirt; das oberste (d. h. das dem Nasoturbinale am nächsten liegende) Ektoturbinale ist das erste, und die übrigen werden der Reihenfolge nach numerirt, der Breite ihrer Basallamellen und der Lage im Verhältnisse zu den Endoturbinalien ungeachtet (vgl. Textfig. 9, 10 und 11).

Fig. 11.



Cervus capreolus. Schnitt durch die Nasenhöhle ca. 2 mm vor der Siebplatte und ihr parallel. Die Knochenblätter der Ethmoturbinalien sind nicht dargestellt.

Die Riechwülste der Endoturbinalien entspringen, wie schon erwähnt, von der Siebplatte mit schmalen Ursprungstheilen, so dass sie in dieser Strecke nicht dicht beisammen liegen. Die dadurch entstehenden Zwischenräume werden durch Verlängerungen ausgefüllt, welche von dem gegenüberliegenden Theil des Septums entspringen und bei den meisten Säugethieren nur aus Schleimhautverdickungen bestehen (vgl. Textfig. 11); bei einigen Säugethieren findet man in der Basis dieser Schleimhautverdickungen ganz seichte, abgerundete, knöcherne Wälle, die von der Lamina perpendicularis ausgehen. Bei anderen Säugethieren sind die Schleimhautverdickungen größer geworden und bilden kammförmige Hervorragungen, die in ihrem Innern ein kleines Knochenblatt einschließen, das von der Lamina cribrosa und von der Lamina perpendicularis entspringt und sich transversal nach außen hervorstreckt; bei Echidna und bei Choloepus sind diese Blätter

mit Einrollungen des freien, lateralen Randes versehen und stellen typisch gebaute Ethmoturbinalien dar[1].

Die obenstehende Darstellung über den Bau des Siebbeins ist dem schleimhautbekleideten Knochen entnommen. Die Schleimhaut, wie ein Ganzes die freie Oberfläche des Knochens bedeckend, wiederholt in der Hauptsache die Form der Knochenblätter und der Einrollungen, aber ihrer Dicke wegen, die eben auf den Einrollungen besonders groß ist (auf der Seitenplatte und auf dem größten Theil der Basallamellen ist die Schleimhaut dagegen sehr dünn), werden die Zwischenräume stark verkleinert und bilden nur ganz schmale Spalten. Nur an einzelnen Stellen treten diese dickeren Schleimhautpartien mit dem Charakter von mehr selbständigen Falten[2] auf; dies ist namentlich bei den vorderen, freien Rändern der Basallamellen der Fall, von denen die Schleimhaut sich wie abgerundete Wülste nach unten und hinten auf der Seitenplatte fortsetzt und bei einzelnen Thieren sogar unter die Lamina transversalis hinabreicht[3].

Résumé über den Bau des Siebbeins.

Aus der gegebenen Darstellung über den Bau des Siebbeins müssen folgende Sätze betont werden, die für die nachfolgenden Untersuchungen besonders bedeutungsvoll sind:

Das Element[4] der vom Plattensysteme umschlossenen Seitenmassen des Siebbeins ist das Ethmoturbinale, welches eine von der Siebplatte selbständig entspringende Basallamelle bildet, die in der Regel mit einer Einrollung,

---

[1] Sie tragen Geruchsepithel.

[2] Vergleiche die erwähnte Falte am vorderen Ende des Nasoturbinale; ähnliche Falten finden sich auch in der Regel sowohl am vorderen als am hinteren Ende des Maxilloturbinale, aber die hintere Falte enthält keinen Knorpel.

[3] Die Illustrationen mehrerer von den hier erwähnten Bauverhältnissen des Siebbeins finden sich im zweiten und dritten Theil der ganzen Arbeit, indem die diesbezüglichen Figuren außerdem zur Illustration der Pneumaticität dienen.

[4] Eine präcise Darstellung des Elements des Siebbeins habe ich nur bei Harrison-Allen und Seydel gefunden. Harrison-Allen (3, pag. 136): »Each ethmoturbinal element is an olfactory plate. Each plate is, as a rule, plicated, and each plication in turn forms an olfactory fold. The free projecting ends of the olfactory plates constitute the olfactory lobes«; Seydel (2, pag. 11): »Die Gesammtheit der von einer Basallamelle sich abzweigenden Einrollungen ist mit dieser als Ganzes zusammenzufassen und als Muschel zu bezeichnen.«

der primären Einroll ung oder dem Riechwulste, versehen ist.

Von der einen oder von beiden Flächen der Basallamelle können eingerollte sekundäre und tertiäre Blätter entspringen.

Von der Siebplatte strecken sich die Basallamellen radial gelagert durch den Raum des Plattensystems, mit ihrer Basis an den Wänden desselben angeheftet, namentlich an der Decke, an der Seitenplatte und an der Lamina transversalis; bei einer Minderzahl von Säugethieren sind einige Basallamellen an der medialen Wand, der Lamina perpendicularis, angeheftet.

Im einfach gebauten Siebbein sind alle Ethmoturbinalien in einer einzelnen Reihe gelagert, und ihre Riechwülste treten alle auf dem sagittalen Schnitt hervor; bei vielen Säugethieren ist die Anzahl bedeutend vergrößert worden und die Ethmoturbinalien sind dann in mehreren Reihen gelagert: die Breite der Basallamellen ist verschieden; bei einigen Ethmoturbinalien sind die Basallamellen so breit, dass ihre Riechwülste den sagittalen Schnitt erreichen, die Endoturbinalien, während die übrigen, die Ektoturbinalien, zwischen diesen und von ihnen bedeckt liegen. Sind die Ektoturbinalien in größerer Anzahl vorhanden, werden sie je nach der Breite der Basallamellen in zwei Reihen getheilt, die mediale und die laterale Reihe, so dass man im Ganzen drei Reihen von Ethmoturbinalien unterscheiden kann.

Die Zahl der Ethmoturbinalien eines Siebbeins wird durch die Zahl der von der Siebplatte selbständig entspringenden Basallamellen bestimmt; weiter nach vorn im Siebbeine kann die Anzahl durch Spaltung oder Zusammenschmelzung der Basallamellen geändert werden.

Schließlich müssen wir noch hinzufügen:

Bei Angabe der Zahl der Riechwülste eines Säugethieres werden nur die von den Endoturbinalien gebildeten Riechwülste berücksichtigt, d. h. die, welche auf dem sagittalen Schnitte zum Vorschein kommen.

Rücksichtlich der Knochen, welche das Siebbein umgeben und theilweise die Regio olfactoria begrenzen, wollen wir noch Folgendes erwähnen:

Die Decke der Regio olfactoria wird größtentheils von den Stirn- und Nasenbeinen gebildet, und die flügelförmigen Ausbreitungen der Lamina perpendicularis schließen sich an der Unterseite dieser Knochen dicht an. Lateral wird die Region von der Seitenplatte begrenzt, welche von den Orbitaltheilen des Stirn- und vorderen Keilbeins, von den Thränen- und Gaumenbeinen bedeckt und von diesen Knochen theilweise vervollständigt wird, und nach unten wird sie von der Regio respiratoria und vom Schlundkopfe durch die Lamina terminalis geschieden; diese bildet eine querliegende Platte, die sich im Niveau mit der untersten Fläche des Körpers des Präsphenoids nach vorn erstreckt.

Nach hinten wird die Region theils von der Siebplatte, theils vom Körper des vorderen Keilbeins abgeschlossen. Charakteristisch für die Säugethiere ist es, dass die Regio olfactoria sich nach hinten in den Körper des Praesphenoids verlängert[1]; auf der Vorderfläche des isolirten Knochens befindet sich eine mehr oder minder tiefe Aushöhlung, die in situ von den Riechwülsten der untersten Ethmoturbinalien ausgefüllt wird. Die diese Aushöhlung bekleidende Schleimhaut trägt das charakteristische Sinnesepithel[2].

In der Regio respiratoria unter dem vorderen Theil des Nasoturbinale liegt das Maxilloturbinale an dem Oberkiefer angeheftet; über sein specielles Verhalten vergleiche Zuckerkandl (1). Hier sei nur Folgendes erwähnt: Die ursprüngliche Form des Maxilloturbinale ist die des doppelt eingerollten Ethmoturbinale; von der Crista turbinalis inferior streckt sich die Basallamelle horizontal in die Nasenhöhle hinein und theilt sich dem medialen Rande entlang in zwei Blätter, die in entgegengesetzter Richtung eingerollt sind. Vom doppelt eingerollten Maxilloturbinale lassen sich die übrigen Formen (das einfach eingerollte, das gefaltete und das verästelte Maxillorturbinale) sehr leicht ableiten.

---

[1] Vgl. die pag. 153 gegebene schematische Darstellung des Plattensystems: die hintere Wand des Kästchens erreicht nicht den Boden; hier werden die beiden Räume des Kästchens vom vorderen Keilbein abgeschlossen.

[2] Es ist schon erwähnt worden, dass der vordere Theil der obersten Riechwülste mit Flimmerepithel bekleidet ist; das Epithel der übrigen Theile des Siebbeins betreffend habe ich beim Hunde, bei der Katze und beim Pferde gefunden, dass die innere Fläche der Seitenplatte (die Partien zwischen den Ursprungslinien der Basallamellen) und die an sie angrenzenden Theile der Basallamellen mit Flimmerepithel versehen sind.

Es bleibt noch der Morphologie des Siebbeins näher zu gedenken. Schwalbe (4) ist der Erste, welcher die Morphologie des Siebbeins einer eingehenden Untersuchung unterworfen hat, und später haben Zuckerkandl (1) und Seydel (2) weitere Beiträge zu dieser Frage geliefert. Schwalbe und Zuckerkandl gehen von der Voraussetzung aus, dass die Riechwülste homologe Bildungen sind. Nach Schwalbe ist der Typus des Säugethiersiebbeines ein solches, welches fünf Riechwülste besitzt, und der Vertreter dieses Siebbeins findet sich unter den jetztlebenden Säugethieren bei den Marsupialiern, während Zuckerkandl die Auffassung hat, dass das Siebbein der jetztlebenden Säugethiere von zwei Typen abgeleitet werden muss, von einem Typus mit fünf und von einem anderen mit mehr (sechs bis neun) Riechwülsten (l. c. pag. 92): »Für den einen Typus spricht der Umstand, dass die Mehrheit der Ordnungen fünf Riechwülste besitzt; für den anderen Typus hingegen das gewiss berücksichtigungswerthe Moment, dass die älteste osmatische Säugethierform der Jetztzeit, nämlich Echidna, ein mehrwülstiges Siebbein besitzt«, und er fügt hinzu: »Innerhalb der Ordnung entsteht eine Vermehrung der Riechwülste durch Theilung, eine Verminderung durch Koalition bereits vorhandener Riechwülste.«

Wie schon erwähnt treten die Riechwülste mit verschiedenen Formen bei den verschiedenen Ordnungen auf, aber die Formen sind gar nicht typisch; innerhalb der meisten Ordnungen finden sich große Variationen, und nur einzelne, z. B. die Carnivoren, zeichnen sich durch größere Festigkeit der Formen aus; Zuckerkandl meint dennoch, dass alle Riechwülste auf eine gemeinsame, einfache Stammform zurückgeführt werden können, und er stützt diese Auffassung durch die Entwicklungsverhältnisse, indem er bei einzelnen Säugethieren (beim Hunde, beim Eichhörnchen und beim Ochsen) gefunden hat, dass die Riechwülste mit ganz einfachen, einander recht ähnlichen Formen angelegt werden und erst später die für die Arten charakteristischen Formen erreichen (l. c. pag. 96). Nur für die Primaten haben Schwalbe und Zuckerkandl eine eingehende Homologisirung durchgeführt:

Primaten		Säugethiere
Agger nasi + Proc. uncinatus	=	Nasoturbinale
mittlere Muschel	=	2. + 3. Riechwulst
obere Muschel	=	4.+ 5. Riechwulst.

Die »Bulla ethmoidalis« beim Menschen entspricht nach ZUCKERKANDL »dem vordersten Riechwulste der lateralen Reihe« (l. c. pag. 73).

Den Schwerpunkt seiner Auffassung drückt SEYDEL, merkwürdiger Weise nur in einer Anmerkung, folgendermaßen aus (l. c. pag. 54 Anm.): »Es ist demnach — streng genommen — nicht richtig, die Verhältnisse so zu formuliren, dass die mittlere Muschel des Menschen homolog sei dem zweiten und dritten Riechwulst. Sie ist homolog der ersten Muschel[1] der niederen Säuger, und zwar der oberen Einrollung derselben. Eben so wenig darf man die obere Muschel gleich setzen dem vierten und fünften Riechwulst. Die obere Muschel entspricht der zweiten Muschel der Quadrupeden, kommt eine Concha Santorini vor, so entspricht sie der dritten Muschel der Quadrupeden. Fehlt die Concha Santorini, so ist sie nicht mit der oberen »verschmolzen«, sondern die dritte Muschel ist einfach nicht zur Ausbildung gelangt.«

Im Allgemeinen ausgedrückt lautet die Auffassung SEYDEL's folgendermaßen: Eine Homologisirung der einzelnen Theile des Siebbeins muss sich auf das Element, das Ethmoturbinale stützen, nicht auf den Riechwulst, wie SCHWALBE und ZUCKERKANDL es gemacht haben. Die nachfolgenden Untersuchungen zeigen zur Evidenz die Richtigkeit dieses Satzes.

III. Das Siebbein und die Pneumaticität bei den Monotremen und Marsupialiern.

Monotremata.

Ornithorhynchus paradoxus (Schädel).

Das Siebbein ist von sehr geringem Umfange, und die Regio olfactoria ist nach unten von der Regio respiratoria nicht abgegrenzt, indem die Lamina transversalis fehlt. Eine knöcherne Siebplatte fehlt; es findet sich nur eine runde Öffnung zum Durchtreten des Nervus olfactorius.

Das Siebbein hat drei Endoturbinalien und vier Riechwülste[2],

[1] Die erste Muschel SEYDEL's ist unser zweites Endoturbinale etc.

[2] ZUCKERKANDL (1, pag. 10) giebt an, dass das Nasoturbinale fehlt, und er findet daher nur drei Riechwülste bei Ornithorhynchus, aber seiner Illustration nach (l. c. Taf. I Fig. 1) findet sich allerdings ein sehr deutliches Nasoturbinale. Nach SYMINGTON (11) finden sich fünf Riechwülste bei Ornithorhynchus; er hat auch das Nasoturbinale übersehen und bekommt die Zahl 5, indem er die sekundären Faltungen des zweiten und dritten Riechwulstes als selbständige Riechwülste

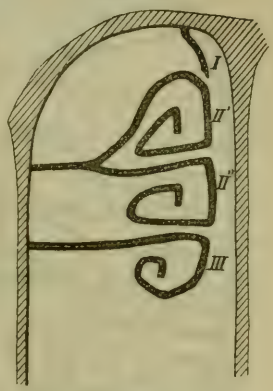
indem zweiter und dritter Riechwulst von einer gemeinsamen Basallamelle entspringen (vgl. Textfig. 12).

Das Nasoturbinale bildet beim Ursprunge von der Siebplatte einen seichten, abgerundeten Wall, welcher sich in ein von der Decke der Nasenhöhle herabhängendes Blatt fortsetzt; dieses nimmt an Höhe ziemlich rasch ab und bildet in der vordersten Hälfte der Nasenhöhle einen sehr niedrigen Kamm. Der zweite und dritte Riechwulst bilden ein Paar kurze, niedrige, doppelt eingerollte Wälle; jeder derselben ist mit einer sekundären Faltung versehen. Der vierte Riechwulst, durch einfache Einrollung der Basallamelle gebildet, ist sehr klein und größtentheils vom dritten Riechwulste überlagert.

Es finden sich keine Ektoturbinalien.

Pneumatische Räume fehlen gänzlich.

Fig. 12[1].



Ornithorhynchus paradoxus. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Echidna hystrix (vgl. Taf. VII Fig. 1—3).

Das Siebbein ist sehr umfangreich und zeichnet sich namentlich durch seine bedeutende Breite aus. Die sehr lange und breite Siebplatte ist horizontal gelagert, und die Ethmoturbinalien laufen von dieser beinahe vertikal nach unten, die vordersten ein wenig vorwärts, die hintersten ein wenig rückwärts, indem ihre Basallamellen in einer Reihe von frontalen Ebenen (die eine hinter der anderen) gelagert sind.

Die Ethmoturbinalien, das Nasoturbinale ausgenommen, sind alle typisch gebaut, und die Riechwülste theils durch einfache (z. B. zweiter und achter Riechwulst), theils durch doppelte Einrollungen (dritter bis siebenter Riechwulst) gebildet.

Es finden sich sieben Endoturbinalien mit acht Riechwülsten, indem der siebente und achte Riechwulst von einer gemeinsamen Basallamelle entspringen (vgl. Textfig. 13). Zweiter bis siebenter

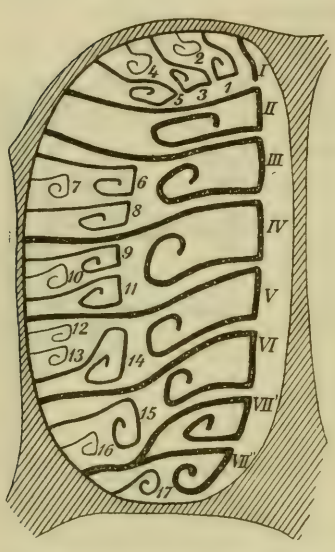
---

zählt. Die Ursache der abweichenden Angaben ist darin zu suchen, dass weder Zuckerkandl noch Symington die Verhältnisse der Basallamellen untersucht haben.

[1] In allen schematischen Figuren sind die Ethmoturbinalien in stark schematisirter Form dargestellt mit Benutzung eines gemeinsamen Typus und ohne Rücksicht auf die speciellen Verhältnisse der Einrollungen und der Faltungen von den Riechwülsten, welche für die vorliegenden Untersuchungen ganz unerheblich sind.

Riechwulst sind durch zahlreiche sekundäre Faltungen ausgezeichnet. Das Nasoturbinale bildet einen kurzen, niedrigen und abgerundeten Wall, der sich von der Lamina cribrosa über das zungenförmige Läppchen des zweiten Riechwulstes erstreckt, um bald an der Nasenhöhlendecke zu verstreichen.

Fig. 13.



Echidna hystrix. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Die Ektoturbinalien sind zahlreich; es finden sich deren 17, deren Lagebeziehungen zu den Endoturbinalien in Textfig. 13 angegeben sind; sie sind in zwei Reihen, in eine mediale und in eine laterale, geordnet, und die mediale Reihe wird von dem 1., 3., 5., 6., 8., 9., 11., 14., 15. und 17. Ektoturbinale gebildet. Die Ektoturbinalien sind viel kleiner als die Endoturbinalien, und die der lateralen Reihe sind am kleinsten. Die Ektoturbinalien sind mit zahlreichen sekundären Faltungen versehen.

Die Schädelknochen enthalten keine pneumatischen Räume.

Marsupialia.

Didelphys virginiana.

Das Siebbein hat fünf Endoturbinalien und fünf Riechwülste (vgl. Textfig. 16), theils durch einfache (zweiter bis vierter Riechwulst), theils durch doppelte Einrollungen (fünfter Riechwulst) gebildet. Der zweite und fünfte Riechwulst sind durch ihre bedeutende Größe ausgezeichnet, und das hintere abgerundete Ende des fünften Riechwulstes füllt eine ziemlich tiefe Aushöhlung an der Vorderfläche des Körpers des Praesphenoids aus.

Das Nasoturbinale (vgl. Textfig. 3) bildet ein langes, dreieckiges Blatt, dessen Basis nach oben gerichtet und an der Nasenhöhlendecke angeheftet ist; die Spitze des Dreieckes ist an dem vorderen Rande der Seitenplatte, der vordere Rand desselben an der lateralen Nasenhöhlenwand angeheftet; der hintere Rand des Dreieckes spannt

sich von der Siebplatte bis zum vorderen Rande der Seitenplatte hinüber. Zwischen diesem Blatte und der lateralen Nasenhöhlenwand wird ein Raum gebildet, welcher ganz von dem ersten bis dritten Ektoturbinale ausgefüllt ist; das vierte Ektoturbinale liegt zwischen dem dritten und vierten Endoturbinale; die Ektoturbinalien sind alle groß und doppelt eingerollt.

Es finden sich keine pneumatischen Räume.

Dasyurus viverrinus (Schädel).

Das Siebbein verhält sich wesentlich wie das bei Didelphys: es finden sich fünf Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten und vier Ektoturbinalien, in derselben Weise wie bei diesem gelagert; nur sind die drei oberen Ektoturbinalien bei Dasyurus kürzer als die bei Didelphys und füllen den Raum zwischen Nasoturbinale und lateraler Nasenhöhlenwand nur theilweise aus.

Keine pneumatischen Räume.

Phascolarctus cinereus (Schädel).

Die Nasenhöhle ist durch ihre sehr große Höhe ausgezeichnet. Das Siebbein hat fünf Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten. Der vorderste Theil des Nasoturbinale bildet ein hohes, schwach gebogenes Knochenblatt, von der Decke der Nasenhöhle herabhängend; der zweite bis vierte Riechwulst sind kurz und schmal, während der fünfte sich durch seine bedeutende Größe auszeichnet; seine Basallamelle bildet einen breiten, abgerundeten Wall, von dessen Medialfläche die kleine und kurze Einrollung entspringt. Diese außergewöhnliche Form des fünften Endoturbinale wird durch eine Pneumatisation hergestellt; am hinteren Theil der lateralen Nasenhöhlenwand (Palatinum) unterhalb der Lamina transversalis findet sich eine große, runde Öffnung (Diameter ca. 1 cm), die in eine umfangreiche Höhle[1] hineinführt (vgl. × Textfig. 14); diese breitet sich theils nach oben in der Basallamelle des fünften Endoturbinale, theils nach vorn im Gaumenbein und in dem hinteren Theil des Oberkiefers (Corpus und Proc. alveolaris) aus.

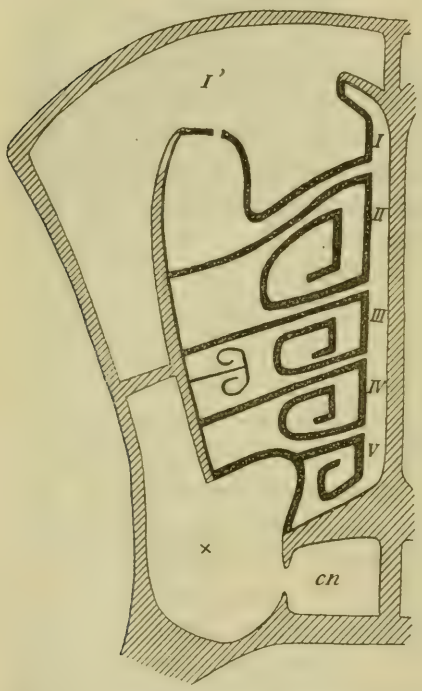
Es findet sich nur ein Ektoturbinale, zwischen dem dritten und vierten Endoturbinale liegend.

---

[1] Zuckerkandl (1, pag. 17 und Taf. I Fig. 10) erwähnt diesen pneumatischen Raum (und bildet die Öffnung ab), nennt ihn aber fehlerhaft »Sinus maxillaris«.

An der unteren Fläche der Basallamelle des Nasoturbinale findet sich eine kleine, ovale Öffnung, die in einen großen pneumatischen Raum hineinführt, welcher sich in dem hinteren Theil des Nasoturbinale, im Stirnbein und in dem vorderen Theil des Scheitelbeins ausbreitet (*I'* in Textfig. 14); nach unten grenzt er an den vom hintersten Theil der Nasenhöhle entwickelten pneumatischen Raum.

Fig. 14. Fig. 15.



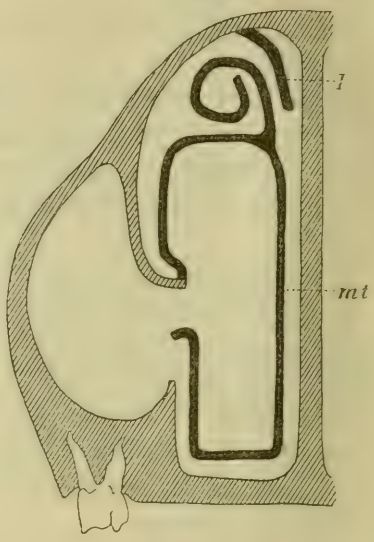


Fig. 14. *Phascolarctus cinereus.* Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. *I'* pneumatischer Raum im Nasoturbinale (*I*), im Stirn- und Scheitelbein. × pneumatischer Raum, von dem unteren Nasengang, *cn*, entwickelt; dieser Raum breitet sich in die Basallamelle des fünften Endoturbinale hinein.

Fig. 15. *Phascolarctus cinereus.* Schematischer Schnitt durch den vorderen Theil der Nasenhöhle zur Demonstration über die Pneumatisation vom Maxilloturbinale (*mt*). *I* Nasoturbinale.

Am sagittalen Schnitte zeigt sich das Maxilloturbinale als ein hoher, kapselförmiger Knochen, der, sich zwischen Nasoturbinale und lateraler Nasenhöhlenwand hinaufschiebend, beinahe die Decke der Nasenhöhle erreicht; ganz nach vorn, am oberen Rande der Kapsel entlang, findet sich ein kleines, aufwärts gerolltes Blatt. Diese Form des Maxilloturbinale wird durch eine Pneumatisation hergestellt (vgl. Textfig. 15); nach vorn im unteren Nasengange dicht unter der Crista turbinalis inf. findet man eine große, abgerundete Öffnung,

die in einen umfangreichen, pneumatischen Raum im Maxilloturbinale und im Oberkieferbein hineinführt; der Raum breitet sich nach hinten ins Thränenbein und in den vorderen Theil der Orbitalplatte des Stirnbeins hinein und wölbt die Oberfläche des Schädels, namentlich die des Oberkiefers, stark hervor.

Petrogale penicillata.

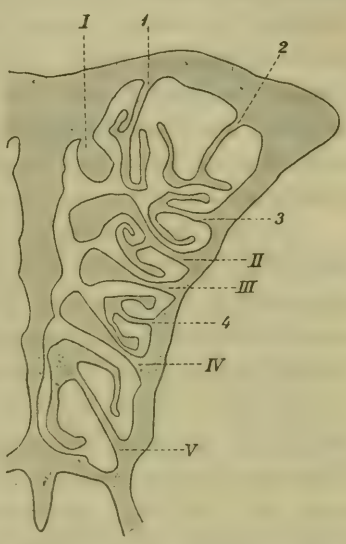
Macropus robustus.

Macropus Benettii (vgl. Textfigur 2, 3 und 4).

Das Siebbein dieser drei Känguruh-Arten verhält sich wesentlich wie das von Didelphys; nur sei erwähnt, dass der vordere Theil des zweiten Riechwulstes, welcher nach dem in Textfigur 6 angegebenen Typus gebaut ist, sich durch den großen Umfang der vorgestülpten Partie auszeichnet (vgl. Textfigur 2 und 4).

Es finden sich keine pneumatischen Räume.

Fig. 16.



Petrogale penicillata. Schnitt durch die linke Hälfte der Nasenhöhle ca. 1 mm vor der Siebplatte und ihr parallel. Die Grenzlinien zwischen den Knochen (den Knochenblättern der Ethmoturbinalien) und der Schleimhaut sind nicht gezeichnet. *I—V* erstes bis fünftes Endoturbinale; *1—4* erstes bis viertes Ektoturbinale.

Trichurus vulpinus (Schädel).

Das Siebbein verhält sich wesentlich wie das der Känguruhs.

Keine pneumatischen Räume.

Das Siebbein der Monotremen und das der Marsupialier tritt mit großen und wesentlichen Verschiedenheiten auf, und schon innerhalb der Monotremen finden sich solche. Das periphere Riechorgan des Ornithorhynchus zeigt in jeder Beziehung das Gepräge eines stark reducirten Zustandes (die Regio olfactoria ist z. B. von der Regio respiratoria durch eine Lamina transversalis nicht abgegrenzt, wie es bei den Säugern im Allgemeinen der Fall ist), während das der Echidna eine sehr hohe Entwicklung und einen ihr entsprechenden komplicirten Bau besitzt. Dieser außerordentlich verschiedene Zustand des Siebbeins bei den beiden jetztlebenden

Vertretern der Monotremen ist nur ein Ausdruck für die Anpassung des Riechorgans an die Lebensweise dieser Thiere, und wenn ZUCKERKANDL (vgl. pag. 169), auf den primitiven Zustand der Echidna im Allgemeinen verweisend, meint, dass ihr Siebbein als ein Typus aufzufassen ist, so irrt er sich — Echidna ist ganz gewiss ein primitives Säugethier, ihr Riechorgan aber (sowohl das centrale als das periphere) ist nichts weniger als primitiv; es ist im Gegentheil ein hoch entwickeltes Organ. Die Siebplatte bei Echidna liegt, wie schon erwähnt, horizontal, und diese Lageänderung, die eine Änderung der Richtung der Basallamellen (sie sind frontal gelagert) zur Folge hat, steht eben im Verhältnis zu der bedeutenden Entwicklung des Lobus olfactorius.

Bei den Marsupialiern tritt das Siebbein in Bezug auf die Endoturbinalien mit einem gemeinsamen Typus auf; bei sämmtlichen untersuchten Marsupialiern finden sich fünf Endoturbinalien, theils von der oberen (Nasoturbinale), theils von der seitlichen (zweites bis fünftes Endoturbinale) Wand der Nasenkapsel entwickelt, und jedes ist mit einem durch einfache oder doppelte Einrollung gebildeten Riechwulst versehen; Nasoturbinale zeichnet sich durch seine Verlängerung an der lateralen Nasenhöhlenwand aus; nur bei Phascolarctus ist die Form des Nasoturbinale und des fünften Endoturbinale durch die Pneumatisation theilweise geändert worden.

Das Siebbein der Marsupialier zeigt indessen schon einen komplicirten Zustand, indem man außer den Endoturbinalien noch eine Reihe von Ektoturbinalien findet; in ihrem Bau sind diese den Endoturbinalien sehr ähnlich, aber ihre Zahl ist nicht konstant, indem sie bei Phascolarctus auf ein Ektoturbinale reducirt ist, das seiner Lage nach dem vierten Ektoturbinale der übrigen Marsupialier entspricht.

Es geht aus diesen Untersuchungen hervor, dass das Siebbein der Monotremen und Marsupialier in sehr verschiedenen Richtungen entwickelt worden ist, und nur bei den Marsupialiern findet sich ein bestimmt ausgesprochener Typus; ob das Siebbein der Monotremen aus einem ursprünglich fünfwulstigen Siebbein hervorgegangen ist — das ist eine Frage, die wir erst später (im Schlussabschnitt der ganzen Arbeit) berühren werden.

Den Monotremen fehlen noch pneumatische Räume vollständig, und zwischen den untersuchten Marsupialiern, unter denen Vertreter der primitivsten Formen der jetztlebenden Beutler sich finden, treten solche Räume nur bei Phascolarctus auf; dies Verhalten lässt

sich daher in keiner anderen Weise auffassen, als dass die Pneumaticität eine dem Phascolarctus selbständige Bildung ist, und wir werden später bei den placentalen Säugethieren viele analoge Verhältnisse finden. Die Pneumaticität bei Phascolarctus anbelangend wollen wir nur hervorheben, dass sie u. A. für die Ausformung des Siebbeins und des Maxilloturbinale Bedeutung hat.

Litteraturverzeichnis.

1) Zuckerkandl, Das peripherische Geruchsorgan der Säugethiere. Stuttgart 1887.
2) Seydel, Über die Nasenhöhle der höheren Säugethiere und des Menschen. Morphol. Jahrbuch. XVII. Band. 1891.
3) Harrison-Allen, On a revision of the ethmoid bone in the mammalia, with special reference to the description of this bone and of the sense of smelling in the Cheiroptera. Bulletin of the museum of comparative Zoology at Harvard College. Cambridge. Vol. X. 1882—83.
4) Schwalbe, Über die Nasenmuscheln der Säugethiere und des Menschen. Schriften d. physikal.-ökonom. Gesellsch. zu Königsberg. 23. Jhrg. 1882.
5) Dursy, Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. Tübingen 1869.
6) Cuvier, Leçons d'anatomie comparée. Seconde Édit. Tome 3. 1845.
7) Owen, Comparative anatomy and physiology of vertebrates. 1866—68.
8) Milne-Edwards, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. Tome X—XI. 1872—74.
9) Mihalkovics, Bau und Entwicklung der pneumatischen Gesichtshöhlen. Verhandlungen d. anat. Gesellsch. Berlin. 1896.
10) Cleland, On the relations of the vomer, ethmoid and intermaxillary bones. Philosoph. Transact. 1862. pag. 289.
11) Symington, On the nose, the organ of Jacobson and the dumbbell-shaped bone in the ornithorhynchus. Proceed. of Zool. Soc. 1891. pag. 575.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VII.

Fig. 1. Längsschnitt durch den Kopf von *Echidna hystrix*. Man sieht acht Riechwülste; sechster Riechwulst ist theilweise von den Nachbarn bedeckt. Erster Riechwulst bildet einen kurzen, schmalen Wall, der sich nach vorn, an der Nasenhöhlendecke angeheftet, erstreckt, und zwischen ihm und Maxilloturbinale streckt sich der zweite Riechwulst zungenförmig hervor. Zweiter bis siebenter Riechwulst sind mit zahlreichen, sekundären Faltungen versehen.

Fig. 2 und 2*A*. Das Siebbein derselben. Zweiter bis siebenter Riechwulst sind entfernt worden. Man sieht die frontal gelagerten Basallamellen des zweiten bis siebenten Endoturbinale (*II—VII*) und zwischen ihnen die mediale Reihe von den Ektoturbinalien (*1, 3, 5, 6, 8, 9, 11, 14, 15*); siebzehnter Ektoturbinale ist noch von dem achten, von der Basallamelle des siebenten Endoturbinale entspringenden Riechwulste überlagert. *Mt* Maxilloturbinale.

Fig. 3 und 3*A*. Das Siebbein derselben. Achter Riechwulst, die Einrollungen der medialen Reihe der Ektoturbinalien und der mediale Randtheil der Siebplatte sind entfernt worden. Man sieht die Basallamellen der Endoturbinalien (*III—VII*) und die der medialen Reihe der Ektoturbinalien und zwischen ihnen die laterale Reihe der Ektoturbinalien (*2, 4, 7, 10, 12, 13, 16*) und das siebzehnte Ektoturbinale. Die Basallamellen des zweiten Endoturbinale und des vierzehnten und fünfzehnten Ektoturbinale sind so dicht abgeschnitten worden, dass sie nicht zum Vorschein kommen.

Fig. 4. Längsschnitt durch den Kopf von *Erinaceus europaeus*; die Nasenscheidewand ist entfernt. Es finden sich fünf Riechwülste; das hintere abgerundete Ende des fünften Riechwulstes füllt eine Vertiefung an der Vorderfläche des Körpers des Praesphenoid vollständig aus. Unterhalb des Nasoturbinale liegt das stark gefaltete Maxilloturbinale.

Fig. 5. Derselbe. Zweiter bis fünfter Riechwulst sind entfernt worden, so dass die zugehörigen Basallamellen sichtbar sind; das zweite Endoturbinale betreffend sieht man die beiden Blätter, in welche die Basallamelle sich theilt (vgl. die Insektivoren im dritten Theil dieser Arbeit). Zwischen den Basallamellen des zweiten und dritten Endoturbinale kommt das dritte Ektoturbinale zum Vorschein. Außerdem sieht man die Öffnung des Sinus maxillaris, medial durch einen bogenförmigen Einschnitt im Vorderrande der Seitenplatte, lateral durch die Verlängerung des Nasoturbinale und nach unten durch die vom hinteren Ende des Maxilloturbinale ausgehende Schleimhautfalte begrenzt. An der hinteren Fläche der Basallamelle des dritten Endoturbinale findet sich ein sekundäres Blatt.

Über die Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren.

Eine morphologische Studie.

Von

Dr. med. Simon Paulli,

Prosektor an der kgl. Veterinär- und landwirthschaftl. Hochschule zu Kopenhagen.

II.

Über die Morphologie des Siebbeins und die der Pneumaticität bei den Ungulaten und Proboscidien.

Mit Tafel VIII—XIV und 44 Figuren im Text.

Die vorliegende Arbeit bildet die Fortsetzung der Arbeit »Über die Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren« I; und was die allgemeinen Verhältnisse des Baues des Siebbeins betrifft, sowie das Markensystem der Ethmoturbinalien, so verweise ich auf diese Arbeit.

Ehe wir zur Darstellung der einzelnen Untersuchungen übergehen, werden wir erst einige Punkte, die Pneumaticität im Allgemeinen betreffend, erwähnen.

Die pneumatischen Räume stehen mit der Nasenhöhle durch scharf begrenzte, in der Regel kleine Öffnungen in Verbindung. Eine Vergleichung dieser Räume bei verschiedenen Säugethieren muss — wie SCHWALBE (2) es schon richtig betont hat — auf die Lage der Öffnungen basirt werden, d. h. auf die Punkte der Nasenhöhlenwand, von denen die Räume entwickelt werden. Homolog liegende Ausfaltungspunkte geben homologe pneumatische Räume. Alle übrigen Verhältnisse, z. B. die Ausbreitung der Höhlen in den Knochen, haben für die Vergleichung keine Bedeutung. Die pneumatischen Räume in den beiden Hälften eines Schädels werden durch ein oberes Septum in Fornix cranii und durch ein unteres in

Basis cranii von einander geschieden, und diese Septa weichen sehr häufig von der sagittalen Mittelebene ab. Der allgemeinen Auffassung[1] nach stehen die pneumatischen Räume bei alten Thieren häufig durch Offnungen in den Scheidewänden mit einander in Verbindung, aber die Verfasser geben nie an, ob die Untersuchungen an Schädeln oder an mit Schleimhaut versehenen Köpfen gemacht sind, denn während die knöchernen Scheidewände sehr oft Löcher enthalten — und diese Löcher sind mitunter in so großer Anzahl vorhanden, dass die Scheidewand ein Netzwerk von anastomosirenden Knochenbälkchen bildet — geht aus den nachfolgenden Untersuchungen hervor, dass die mit Schleimhaut überzogenen Scheidewände immer vollständig sind; der einzelne pneumatische Raum ist immer von den Nachbarhöhlen vollständig isolirt. Wie mit den knöchernen Scheidewänden so geht es bisweilen auch mit den Öffnungen der pneumatischen Räume, indem sie im Schädel nicht selten defekt sind; die umherliegenden Knochen bilden keine vollständige Einrahmung derselben, aber die Öffnung wird dann von der Schleimhaut ergänzt. Diese Verhältnisse müssen in Betracht gezogen werden, wenn man nur über Schädel verfügt. Während die einander entsprechenden Öffnungen der pneumatischen Räume in den beiden Hälften desselben Schädels symmetrisch gelagert sind, ist dies bei Weitem nicht der Fall mit den zugehörigen Höhlen, die rücksichtlich der Form, der Größe, der Ausbreitung etc. zahlreiche und sehr oft vorkommende Variationen darbieten.

Bei vielen Säugethieren werden Systeme von pneumatischen Räumen von der Regio olfactoria aus entwickelt, und die Öffnungen der Höhlen liegen in den Zwischenräumen zwischen den Ursprungslinien der Basallamellen; für die Höhlen eines solchen Systems habe ich aus praktischen Gründen folgende Bezeichnung eingeführt: jede Höhle wird mit einer markirten Zahl bezeichnet, der Nummer des Ethmoturbinale entsprechend, das am nächsten über der Öffnung liegt.

Schließlich möchte ich noch meine Untersuchungsmethoden besprechen:

Bei den meisten untersuchten Köpfen habe ich die pneumatischen Räume durch Hinwegmeißeln[2] der äußeren Knochentafel geöffnet

---

[1] Vgl. die in dem Litteraturverzeichnisse aufgeführten speciellen Arbeiten und Handbücher. Gestützt auf ein großes Material, hat Baum (10) beim Pferde gefunden, dass die mit Schleimhaut bekleideten Scheidewände immer vollständig sind, während sich in den knöchernen außerordentlich häufig Defekte finden.

[2] Beim Aufmeißeln von Schädeln wird die Arbeit bedeutend erleichtert durch Einlegen des Schädels in Wasser ein Paar Tage vor der Präparation;

und dann den Kopf in seiner sagittalen Mittelebene durchsägt; die Riechwülste der Endoturbinalien, die Einrollungen der Ektoturbinalien, die sekundären und tertiären Blätter werden nach und nach abgeschnitten, so dass nur die Basallamellen wie niedrige Kämme zurückbleiben; die Öffnungen der Höhlen sind nun sichtbar, und ihre Lagebeziehungen werden dann bestimmt.

Außerdem habe ich Schnitte hergestellt, theils Querschnitte, theils Schnitte der Siebplatte parallel. Die letztgenannte Richtung ist die beste; die zuverlässigste Übersicht der Zahl und der Lage der Ethmoturbinalien giebt ein Schnitt, welcher der Siebplatte parallel so dicht wie möglich (wenige Millimeter) vor derselben geführt wird. Um Schnitte durch das Siebbein herzustellen ist ein Gefrierenlassen des Kopfes nothwendig.

Am besten und sorgfältigsten wird ein Kopf mittels einer Kombination von beiden Methoden untersucht: die eine Hälfte wird zum Aufmeißeln der Höhlen und zum Abschneiden der Ethmoturbinalien verwendet; von der anderen Hälfte werden Schnitte hergestellt.

Ungulata.

A. Perissodactyla.

Tapirus americanus (Schädel eines jüngeren Exemplars mit vollständigem Milchgebiss).

Das Siebbein zeichnet sich durch seine bedeutende Höhe und Breite aus; die Riechwülste sind dagegen kurz und füllen auf dem sagittalen Schnitte nur einen geringen Theil der ganzen Nasenhöhle aus. Die Ethmoturbinalien (sowohl ihre breiten Basallamellen als ihre Einrollungen) sind alle mit zahlreichen sekundären Faltungen versehen.

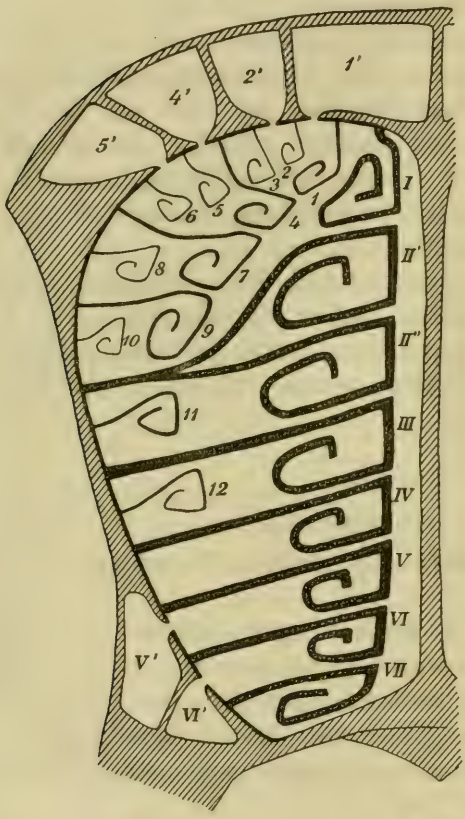
Es finden sich sieben Endoturbinalien mit acht Riechwülsten; zweiter und dritter Riechwulst entspringen von einer gemeinsamen Basallamelle. Siebenter und achter Riechwulst füllen eine recht

---

die Knochen werden weicher (minder zerbrechlich) und bekommen nicht so leicht Risse. — So weit es mir möglich gewesen ist, habe ich frische oder in Alkohol konservirte Köpfe untersucht; von einzelnen seltenen oder besonders großen Arten habe ich nur den Schädel zur Untersuchung gehabt. Die Untersuchung eines Schädels bietet mehrere Schwierigkeiten dar, theils der Zerbrechlichkeit der Blätter des skelettirten Siebbeins wegen, theils beim Abgrenzen der pneumatischen Räume von einander. Die Größe des Materials ist bei jeder Art genau angegeben; wenn eine solche Angabe fehlt, habe ich nur über ein Stück verfügt.

tiefe Aushöhlung an der Vorderfläche des Präsphenoids ganz aus. Es finden sich zwölf Ektoturbinalien; erstes bis zehntes liegen zwischen erstem und zweitem Endoturbinale und sind in zwei Reihen geordnet, von denen die mediale das 1., 4., 7. und 9. enthält. Elftes Ektoturbinale liegt zwischen zweitem und drittem, zwölftes zwischen drittem und viertem Endoturbinale.

Fig. 1[1].



Tapirus americanus. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. *1'*, *2'*, *4'*, *5'*, *V'* und *VI'* pneumatische Höhlen (vgl. den Text).

Der Schädel enthält ein System von pneumatischen Räumen, die von der Regio olfactoria entwickelt werden und sich im Fornix und Basis cranii ausbreiten; ihr specielles Verhalten ist das folgende[2]:

Höhle *1'*: In dem Zwischenraum zwischen den Basallamellen des ersten und zweiten Ektoturbinale findet sich eine spaltförmige, ca. 1 cm lange Öffnung, die in einen großen und hohen Raum hineinführt. Dieser Raum liegt in dem vordersten - obersten Theil des Stirnbeins und schiebt sich dem

[1] In den schematischen Figuren sind die Ethmoturbinalien in stark schematisirter Form dargestellt mit Benutzung eines gemeinsamen Typus und ohne Rücksicht auf die speciellen Verhältnisse der Einrollungen und der Faltungen der Riechwülste, welche für die vorliegenden Untersuchungen ganz unerheblich sind.

[2] Vgl. das pag. 180 erwähnte, für die pneumatischen Räume eingeführte Bezeichnungssystem.

Septum entlang in den hohen Kamm der obersten Fläche des Schädels hinauf (vgl. Textfig. 2).

Höhle *2'*: Die spaltförmige, ca. 1 cm lange Öffnung liegt in dem Zwischenraum zwischen den Basallamellen des zweiten und dritten Ektoturbinale; sie bildet den Eingang einer großen Höhle, die sich hinter der vorhergehenden im Stirnbein und in dem vordersten Theil des Scheitelbeins ausbreitet.

Fig. 2.

Tapirus americanus. Der Schädel von der linken Seite gesehen mit Umriss der pneumatischen Höhlen. *sm* Sinus maxillaris, *smd* Sinus malaris.

Höhle *4'* ist ein kleiner pneumatischer Raum im Stirnbein lateral von den Höhlen *1'* und *2'*; seine spaltförmige Öffnung liegt zwischen den Basallamellen des vierten und fünften Ektoturbinale.

Höhle *5'* ist ein kleiner pneumatischer Raum im Stirnbein lateral von der Höhle *4'*; ihre schmale, ca. $^1/_2$ cm lange Öffnung findet sich zwischen den Basallamellen des fünften und sechsten Ektoturbinale.

Höhle *V'*: In dem Zwischenraum zwischen den Basallamellen

des fünften und sechsten Endoturbinale findet sich eine schmale Öffnung, die in eine unregelmäßige, ziemlich große Höhle im Körper des vorderen Keilbeins hineinführt.

Höhle *VI'*: Zwischen den Basallamellen des sechsten und siebenten Endoturbinale findet sich eine spaltförmige Öffnung, die in eine kleine Höhle im Körper des Präsphenoids hineinführt, oberhalb der vorhergehenden Höhle liegend.

Im vorderen Rande der Seitenplatte gerade unter der Basallamelle des Nasoturbinale, oberhalb des Maxilloturbinale, findet sich ein abgerundeter Einschnitt, welcher die mediale Begrenzung einer Öffnung bildet, die in eine schmale aber hohe und lange Höhle im hinteren Theil des Oberkiefers, im Thränen- und Gaumenbein hineinführt (*sm* Textfig. 2); dem lateralen Umfange der Öffnung fehlt eine knöcherne Begrenzung. Der kurze knöcherne Ductus nasolacrymalis liegt an der lateralen Wand der Höhle. Medialwärts breitet sich die Höhle in die hintere Hälfte des Maxilloturbinale hinein aus, das in dieser Strecke ein hohes, in die Nasenhöhle sich stark hineinwölbendes Knochenblatt bildet.

Ein wenig hinter der Mitte des mittleren Nasenganges findet sich dicht über der Crista turbinalis inf. eine Öffnung, die, zwischen lateraler Nasenhöhlenwand und Maxilloturbinale gelagert, im Schädel nur nach unten eine knöcherne Begrenzung hat; sie bildet den Eingang einer langen und breiten, aber ziemlich schmalen Höhle (*smd* Textfig. 2) im vordersten Theil des Oberkiefers, nach hinten an die vorhergehende Höhle grenzend; medialwärts verlängert sie sich ins Maxilloturbinale hinein.

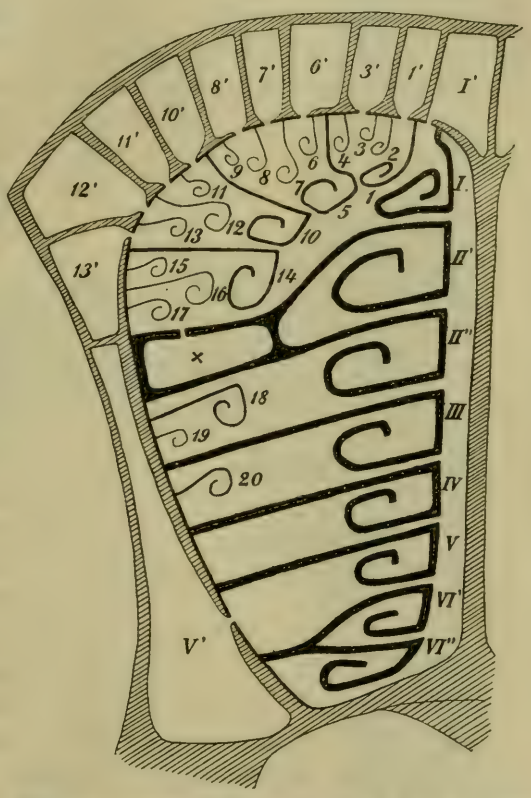
Jeder von den in dem untersuchten Schädel befindlichen pneumatischen Räumen ist vollständig von den Nachbarhöhlen isolirt; es finden sich keine Öffnungen in den Scheidewänden.

Rhinoceros sondaicus (♀; Schädel eines jüngeren Exemplars; m_1 hervorgebrochen und ganz wenig abgenutzt); vgl. Taf. VIII Fig. 1 und 2.

Das Siebbein nimmt nur einen sehr geringen Theil der außerordentlich hohen Nasenhöhle in Anspruch. Es finden sich sechs Endoturbinalien mit acht Riechwülsten, indem die Basallamellen des zweiten und sechsten Endoturbinale sich jede in zwei Blätter spaltet. Der erste Riechwulst ist am Ursprunge von der Siebplatte sehr schmal, nimmt aber rasch bedeutend an Höhe zu; sein hinterer Theil ist einfach eingerollt, während der vordere hohe Theil specielle Ver-

hältnisse darbietet (s. unten). Die übrigen Riechwülste sind kurz und schmal, namentlich der dritte; siebenter und achter Riechwulst füllen eine Vertiefung im Keilbeinkörper aus. Es finden sich 20 Ektoturbinalien, deren Lagerung im Verhältnisse zu den Endoturbinalien in Textfig. 3 angegeben ist; sie sind in zwei Reihen geordnet, und die mediale enthält 1., 5., 10., 14., 18. und 20. Ektoturbinale. Die Ethmoturbinalien sind alle durch zahlreiche, sekundäre Faltungen ausgezeichnet.

Fig. 3.



Rhinoceros sondaicus. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. × pneumatischer Raum in der Basallamelle des zweiten Endoturbinale.

Die gemeinsame Basallamelle des zweiten und dritten Riechwulstes ist pneumatisch (vgl. Textfig. 3) und schließt eine kleine Höhle ein, die in die Nasenhöhle mittels einer kleinen, runden, auf der lateralen (obersten) Fläche der Basallamelle liegenden Öffnung einmündet.

Die Pneumaticität des Schädels zeichnet sich durch ihren enormen Umfang aus, und nur Vomer, Zygomaticum und das kleine Intermaxillare enthalten keine pneumatischen Räume.

Von der Regio olfactoria geht ein System von pneumatischen Räumen aus, folgende Verhältnisse zeigend:

Höhle *I'*: Zwischen den Basallamellen des ersten Endoturbinale und des ersten Ektoturbinale findet sich eine schmale, ca. $^1/_2$ cm lange Öffnung, die in eine kleine, unregelmäßige, ans Septum grenzende Höhle im Stirnbein hineinführt (vgl. Textfig. 4).

Höhle *1'*: Zwischen den Basallamellen des ersten und zweiten

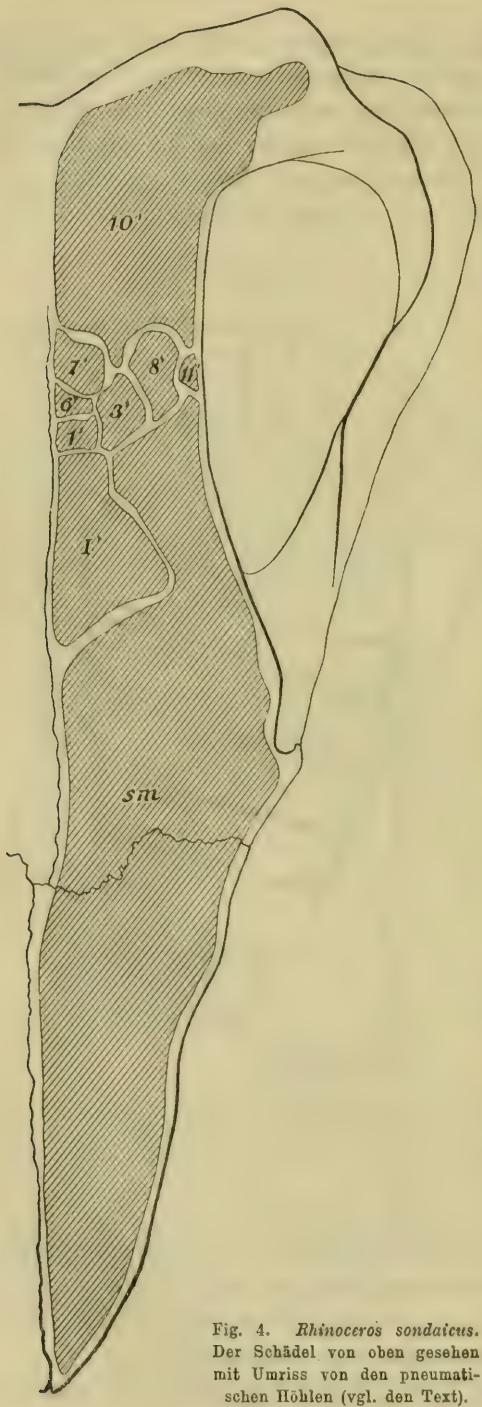


Fig. 4. *Rhinoceros sondaicus.* Der Schädel von oben gesehen mit Umriss von den pneumatischen Höhlen (vgl. den Text).

Ektoturbinale findet sich eine spaltförmige, ca. $^1/_2$ cm lange Öffnung einer kleinen, schmalen, hinter der Höhle *1'* dicht am Septum im Stirnbein liegenden Höhle.

Höhle *3'*: Zwischen den Basallamellen des dritten und vierten Ektoturbinale findet sich eine kleine, abgerundete Öffnung, die in eine kleine Höhle im Stirnbein, lateral von den Höhlen *1'* und *6'*, hineinführt.

Höhle *6'*: Zwischen den Basallamellen des sechsten und siebenten Ektoturbinale liegt eine enge, ca. 1 cm lange Öffnung, die den Eingang einer kleinen Höhle bildet, welche im Stirnbein hinter der Höhle *1'* dicht am Septum liegt; die linke Höhle *6'* verlängert sich nach unten in die obere Hälfte der Crista galli herab (vgl. Taf. VIII Fig. 1).

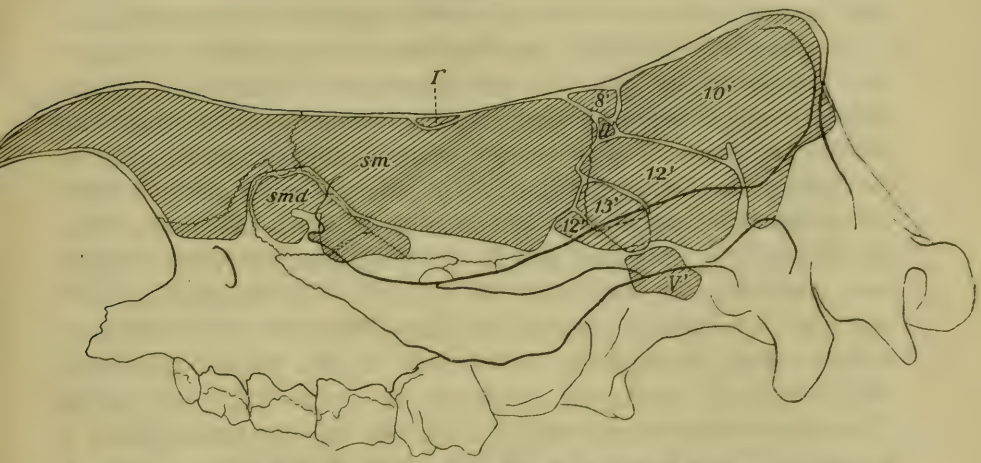
Höhle *7'*: Zwischen den Basallamellen des siebenten und achten Ektoturbinale findet sich eine ca. 1 cm lange, spaltförmige Öffnung einer kleinen, unregelmäßigen Höhle im hinteren Theil des Stirnbeins und im vorderen Theil des

Scheitelbeins, hinter der Höhle *6'* liegend; die Höhle erreicht nur in kurzer Strecke die Oberfläche des Schädels, während ihr größter Theil von der Höhle *10'* überlagert wird (vgl. Fig. 4 und Taf. VIII Fig. 1).

Höhle *8'* bildet eine kleine Höhle im Stirn- und Scheitelbein, lateral von der Höhle *3'* gelagert, deren schmale und ca. $^1/_2$ cm lange Öffnung zwischen den Basallamellen des achten und neunten Ektoturbinale liegt.

Höhle *10'*: Zwischen den Basallamellen des zehnten und elften Ektoturbinale findet sich eine spaltförmige, ca. 1 cm lange Öffnung einer großen, unregelmäßigen Höhle. Ihr vorderster Theil ist sehr

Fig. 5



Rhinoceros sondaicus. Schädel, von der linken Seite gesehen, mit Umriss der pneumatischen Höhlen (vgl. den Text).

niedrig und von der Höhle *8'* überlagert, aber hinter dieser und der Höhle *7'* erreicht sie die Oberfläche des Schädels und breitet sich zu einem großen Raum im Scheitel- und Hinterhauptsbein aus; nach unten sendet sie ins Schläfenbein eine Verlängerung hinab, welche beinahe die Wurzel des Processus zygomaticus erreicht (vgl. Textfig. 5). Zahlreiche hohe und große Kämme mit zwischenliegenden, tiefen Nischen springen von den Wänden des Raumes stark hervor.

Höhle *11'*: Zwischen den Basallamellen des elften und zwölften Ektoturbinale findet sich eine schmale, ca. 1 cm lange Öffnung, die in eine kleine Höhle im vorderen Theil des Scheitelbeins, lateral von der Höhle *8'*, hineinführt.

Höhle *12'*: Im Zwischenraume zwischen den Basallamellen des zwölften und dreizehnten Ektoturbinale findet sich eine schmale, ca. 1 cm lange Öffnung einer ziemlich großen, unregelmäßigen Höhle im Scheitel- und Schläfenbein; im letzterwähnten Knochen erstreckt sie sich bis an die Naht zwischen ihm und dem Basisphenoid und grenzt hier an die Höhle *V'*; nach aufwärts grenzt sie an die Höhle *10'*. Sie breitet sich aus in die Wurzel des Processus zygomaticus hinein und sendet nach vorn eine Verlängerung, die in der Tiefe von der Höhle *13'* läuft und wieder die Oberfläche des Schädels vor ihr erreicht (vgl. Textfig. 5).

Höhle *13'* ist eine kleine Höhle im Scheitel- und Schläfenbein und im hintersten Theil der Orbitalplatte des Stirnbeins. Ihre spaltförmige, ca. $^1/_2$ cm lange Öffnung liegt im Zwischenraume zwischen den Basallamellen des dreizehnten und vierzehnten Ektoturbinale.

Höhle *V'*: Zwischen den Basallamellen des fünften und sechsten Endoturbinale findet sich eine abgerundete Öffnung, die in eine sehr umfangreiche, außerordentlich unregelmäßige, mit zahlreichen Ausbuchtungen zwischen stark hervorragenden Kämmen versehene Höhle hineinführt; sie breitet sich im Prä- und Basisphenoid aus und reicht bis an die Naht zwischen letzterwähntem Knochen und dem Hinterhauptsbein; sie verlängert sich in den Processus pterygoideus hinab und grenzt hier an die Höhlen *12'* und *13'*. Die beiden Höhlen *V'* sind sehr asymmetrisch, indem die linke Höhle sich eine bedeutende Strecke über die sagittale Mittelebene in die rechte Hälfte des Schädels hinein verlängert, während die rechte Höhle sich in die Crista galli emporstreckt und hier an die von der linken Höhle *6'* stammende Verlängerung grenzt (vgl. Taf. VIII Fig. 1).

Naso- und Maxilloturbinale[1] bieten folgendes, bemerkenswerthe Verhalten dar: das Maxilloturbinale ist nach dem Typus des doppelt eingerollten gebaut, weicht von ihm aber dadurch ab, dass nur das obere Blatt dem oberen Rande entlang eine Einrollung bildet. Am Oberkiefer in der gewöhnlichen Weise angeheftet, zeigt es sich auf dem Sagittalschnitte als ein hohes, beinahe ebenes Knochenblatt mit unregelmäßigen Rändern; das Blatt bildet einen beträchtlichen Theil von der lateralen Nasenhöhlenwand und hebt sich gar nicht von ihr hervor, wie das Maxilloturbinale es gewöhnlich macht. In den vorderen

[1] Die Knochenblätter des Naso- und Maxilloturbinale sind in dem untersuchten Rhinoceros-Schädel vollständig; es finden sich gar nicht die von ZUCKERKANDL erwähnten Defekte (vgl. 1, pag. 24).

drei Vierteln hat das Blatt eine so große Höhe, dass es sich lateral von Nasoturbinale bis an die Nasenhöhlendecke erstreckt, und die Einrollung ist hier, ihrer Konvexität entlang, mit dem Nasenbein zusammengewachsen. Das hintere Viertel vom Maxilloturbinale ist viel niedriger und reicht mit seinem obersten, auswärts gerollten Rande nur bis ans Nasoturbinale hinauf, mit welchem es zusammengewachsen und außerdem an der lateralen Nasenhöhlenwand angeheftet ist. Der vordere hohe Theil des Nasoturbinale ist eingerollt (ca. $^1/_2$ mal); das Blatt ist an der Nasenhöhlendecke in gewöhnlicher Weise angeheftet, aber außerdem mit dem oberen, eingerollten Blatte des Maxilloturbinale zusammengewachsen. Der freie Rand der Einrollung vom Nasoturbinale ist überdies an der medialen Fläche des oberen Blattes vom Maxilloturbinale angeheftet, so dass der vom Nasoturbinale umschlossene Raum nach unten abgeschlossen wird und sich nur vorn an dem vorderen Rande des Knochenblattes öffnet[1].

Im Vorderrande der Seitenplatte, oberhalb des Maxilloturbinale und gerade unter der Basallamelle des Nasoturbinale, findet sich ein bogenförmiger Einschnitt, welcher den hinteren-oberen Umfang einer Öffnung bildet (*a* Taf. VIII Fig. 2), deren unterem Umfange eine knöcherne Umrahmung fehlt. Diese Öffnung führt in eine kolossale und sehr unregelmäßige Höhle hinein, die sich im Nasenbein, in dem größten Theil des Stirnbeins und dem obersten Theil des Oberkiefers ausbreitet (*sm* Textfig. 4 und 5); nach hinten grenzt sie an die von der Regio olfactoria aus entwickelten pneumatischen Räume.

Ca. 3 cm vor dieser Öffnung findet sich eine andere (*b* Taf. VIII Fig. 2), abgerundet und ca. $^3/_4$ cm im Umkreis; diese Öffnung liegt im mittleren Nasengange zwischen Naso- und Maxilloturbinale und ist des Zusammenwachsens dieser Knochen wegen ganz von Knochen umgeben. Sie bildet den Eingang einer großen und unregelmäßigen Höhle (*smd* Textfig. 5) im Oberkiefer (namentlich im Proc. palatinus), im Thränen- und Gaumenbein und in dem angrenzenden Theil der Orbitalplatte des Stirnbeins; durch das Anheftungsblatt des Maxilloturbinale wird die Höhle in zwei, nach hinten mit einander

[1] Die hier erwähnte, bemerkenswerthe Zusammenwachsung von Naso- und Maxilloturbinale wurde außerdem bei den im zoologischen Museum der Universität Kopenhagens aufbewahrten Schädeln von Rhinoceros sondaicus und Rhinoceros unicornis beobachtet. In einem Schädel von Atelodus bicornis fand sich keine Verbindung zwischen diesen Knochen, und das Nasoturbinale bildete ein einfach eingerolltes Blatt.

in Verbindung stehende Räume getheilt, in einen größeren oberen und einen kleinen unteren; ihre mediale Wand wird in großer Ausdehnung vom Maxilloturbinale gebildet. Ductus naso-lacrymalis liegt an der lateralen, Canalis infraorbitalis an der unteren Wand der Höhle.

Jeder pneumatische Raum in dem untersuchten Schädel war von den Nachbarhöhlen vollständig isolirt; es fanden sich keine Löcher in den Scheidewänden.

Fig. 6.

Schnitt durch die linke Hälfte der Nasenhöhle eines Pferdes, der Siebplatte parallel und dicht vor ihr. Die Knochenblätter der Ethmoturbinalien sind nicht dargestellt. *sm* Sinus maxillaris. *31'* pneumatische Höhle in Basis cranii.

Equus caballus.

Das, namentlich der Quere nach sehr umfangreiche Siebbein besitzt sechs Endoturbinalien mit sechs Riechwülsten. Zweiter bis sechster Riechwulst schließen sich, die Form betreffend, an die des Tapirs sehr eng an; sie sind kurz und durch zahlreiche sekundäre Faltungen ausgezeichnet; nur der zweite Riechwulst verhält sich abweichend, indem sein vorderer Theil pneumatisch und durch seine bedeutende Größe ausgezeichnet ist (s. unten). Fünfter und sechster Riechwulst füllen eine recht tiefe Aushöhlung an der Vorderfläche des Körpers des Präsphenoids ganz aus. Die Zahl der Ektoturbinalien ist sehr bedeutend; es finden sich deren 31 auf die in Textfig. 6 dargestellte Weise geordnet; 1., 2., 5.,

9., 17., 20., 22., 25., 27., 29. und 31. Ektoturbinale bilden die mediale Reihe.

Naso- und Maxilloturbinale bilden in ihren vorderen Hälften eingerollte Blätter, während die hinteren Theile durch die Ausbreitung der pneumatischen Höhlen ein Paar ziemlich flache Wälle[1] darstellen, die ganz nach hinten zusammenschmelzen (vgl. das Rhinoceros).

Die Pneumaticität des Schädels beim Pferde besitzt einen sehr ansehnlichen Umfang; sie wird früh im Fötalleben entwickelt und hat schon beim neugeborenen Füllen eine recht bedeutende Größe. Die Pneumaticität beim erwachsenen Pferde verhält sich folgendermaßen:

Am hinteren Ende des mittleren Nasenganges, zwischen Naso- und Maxilloturbinale, findet sich eine enge, ovale, quergestellte Öffnung, deren medialer Umfang durch einen abgerundeten Einschnitt im Vorderrande der Seitenplatte dicht unterhalb der Basallamelle des Nasoturbinale gebildet wird. Ursprünglich oberhalb der vom hinteren Ende des Maxilloturbinale ausgehenden Schleimhautfalte liegend, wird die Öffnung später nach unten vom Maxilloturbinale selbst begrenzt, indem dieser Knochen durch eine Pneumatisation (vgl. die Höhle *smd* Taf. IX Fig. 3) in die Höhe emporgetrieben wird und zuletzt die Öffnung erreicht. Diese Öffnung (*a* Taf. IX Fig. 3) führt in eine sehr umfangreiche Höhle (*sm* Taf. IX Fig. 3) im hinteren Theil des Oberkiefers, im Thränen- und Jochbein hinein; im Oberkiefer streckt sie sich tief in den Proc. alveolaris hinab, und die sehr hohen Alveolen der hintersten Backzähne (in der Regel m_2 und m_3) ragen bei dem jüngeren Pferde in die Höhle hoch empor. Die Höhle breitet sich außerdem theils aufwärts in den hinteren Theil des Nasoturbinale und ins Stirnbein, theils nach hinten durch das Gaumenbein ins vordere Keilbein hinein, dessen Körper in der Regel in seiner ganzen Ausdehnung pneumatisirt wird. Die gesammte Höhle erstreckt sich demnach durch den ganzen vorderen Theil der Pars cerebralis des Schädels, von dem Fornix durch die mediale Orbitalwand in die Basis hinein, und die Seitenplatte des Siebbeins bildet in großer Ausdehnung die mediale Wand der Höhle.

---

[1] Naso- und Maxilloturbinale erreichen demnach die in den Handbüchern über die vergleichende Anatomie der Hausthiere dargestellte Form: jedes ist durch eine Scheidewand in zwei Theile getheilt: in einen vorderen, ein eingerolltes Blatt darstellend, und in einen hinteren, welcher ein schwach gebogenes Blatt bildet.

Die Höhle schickt eine Verlängerung in den zweiten Riechwulst hinein.

Ca. 2 cm vor der Öffnung dieser Höhle findet sich noch eine Öffnung, zwischen lateraler Nasenhöhlenwand und Maxilloturbinale liegend. Sie bildet den Eingang einer Höhle (*smd* Taf. IX Fig. 3) im Oberkiefer und im hinteren Theil des Maxilloturbinale, nach hinten an die ersterwähnte Höhle angrenzend. Die maxillare Ausbreitung der Höhle *smd* ist großen Schwankungen unterworfen; die Scheidewand zwischen beiden Höhlen wird am häufigsten an der Mitte der Jochleiste getroffen (es entspricht ungefähr einer Querebene zwischen m_1 und m_2), aber überdies treten Fälle auf, in welchen ihre Lage von dem vorderen Ende der Jochleiste bis zu einer Querebene durch den inneren Augenwinkel variirt[1]; die schleimhautbekleidete Scheidewand ist immer komplet. In den Handbüchern über die vergleichende Anatomie der Hausthiere findet man stets die Angabe, dass die Scheidewand fehlen kann; ich schließe mich Baum (10, pag. 60) vollständig an, wenn er meint, dass in diesen Fällen der maxillare Theil der Höhle außerordentlich stark reducirt war und ganz vor der Jochleiste lag; die Höhle ist dann nicht aufgemeißelt und dadurch vollständig übersehen worden.

Der knöcherne Ductus naso-lacrymalis liegt auf der lateralen Wand der beiden Höhlen, während der Canalis infraorbitalis im oberen Rande eines Knochenblattes liegt, welches sich von dem Boden der Höhlen sagittal hoch emporhebt.

Außer den erwähnten Höhlen treten beim Pferde bisweilen ein oder zwei selbständige Räume in der Basis cranii auf. Der eine Raum mündet in die Nasenhöhle mittels einer schmalen, ovalen, zwischen den Basallamellen des 31. Ektoturbinale und des fünften Endoturbinale liegenden Öffnung ein (vgl. *31'* Textfig. 6), während die kleine, ovale Öffnung des anderen Raumes zwischen der Basallamelle des sechsten Endoturbinale und der Nasenscheidewand liegt, so dass diesem Raume die Bezeichnung *VI'* zukommt. Bezüglich des Auftretens dieser Höhlen kann ich Folgendes anführen:

In 100 untersuchten Pferdeköpfen[2] fanden sich:

---

[1] Vgl. Baum 10, pag. 59.

[2] Der größte Theil von diesem Material besteht aus den Köpfen von alten und sehr alten Pferden, die bei den Präparirübungen in der kgl. Veterinär- und landwirthschaftlichen Hochschule Kopenhagens gebraucht wurden.

Höhle *31'* allein in 31 Fällen,
- *VI'* - - 2 -
beide Höhlen - 2 -

Es geht aus diesem Befunde hervor, dass man diese Höhlen recht häufig findet (ungefähr in einem Drittel der Fälle), in der Regel nur die eine, nämlich Höhle *31'*; immer fanden sie sich in beiden Hälften eines Schädels[1]. Diese Höhlen breiten sich in den Körpern des vorderen und hinteren Keilbeins aus und können einen recht bedeutenden Umfang erreichen, aber ihr Umfang ist großen Variationen unterworfen, theils davon abhängig, ob nur die eine oder beide Höhlen vorhanden sind, theils von dem Umfange der sphenoidalen Verlängerung der Höhle *sm*; sie können eine so bedeutende Größe erreichen, dass diese Verlängerung gar nicht das Präsphenoid erreicht, und die Pneumaticität der Basis cranii wird dann ausschließlich durch die basalen Höhlen hergestellt.

B. Artiodactyla.

a) Schweine-Gruppe.

Sus scrofa domestica.

Das Siebbein, das nur einen kleinen Theil von der sehr langen und niedrigen Nasenhöhle in Anspruch nimmt, besitzt sieben Endoturbinalien mit acht Riechwülsten, indem der zweite und dritte Riechwulst (*II'* und *II''* in Textfig. 7 und 8) von einer gemeinsamen Basallamelle entspringen. Der hinterste Theil des Nasoturbinale ist einfach eingerollt, während sein mittlerer Theil pneumatisch ist s. unten). Zweiter bis achter Riechwulst sind kurz und schmal, an Größe nach der Nummer abnehmend, und der achte bildet nur einen ganz kurzen und niedrigen Wall. Die Aushöhlung an der Vorderfläche des Keilbeinkörpers ist sehr tief und wird vom hintersten Theil des sechsten, vom siebenten und achten Riechwulst ganz ausgefüllt. Es finden sich 20 Ektoturbinalien, welche in zwei Reihen auf die in Textfig. 7 und 8 dargestellte Weise gelagert sind; die mediale Reihe enthält 1., 4., 8., 12., 18. und 20. Ektoturbinale. Die

[1] Diese Höhlen sind den veterinär-anatomischen Verfassern ganz unbekannt; nur Bendz (3, I. pag. 261) giebt an, dass die »Keilbeinhöhle« in die Nasenhöhle »unter der hintersten Siebbeinzelle« einmündet; dennoch hat er ihr Verhalten ganz missverstanden, indem er meint, dass die »Keilbeinhöhle« außerdem in die sogenannte »hintere Kieferhöhle« (unsere Höhle *sm*) ausmündet, so dass die »Keilbeinhöhle« nach ihm zwei Öffnungen besitzt.

Ethmoturbinalien sind alle durch breite Basallamellen und durch zahlreiche sekundäre Faltungen ausgezeichnet.

Fig. 7.

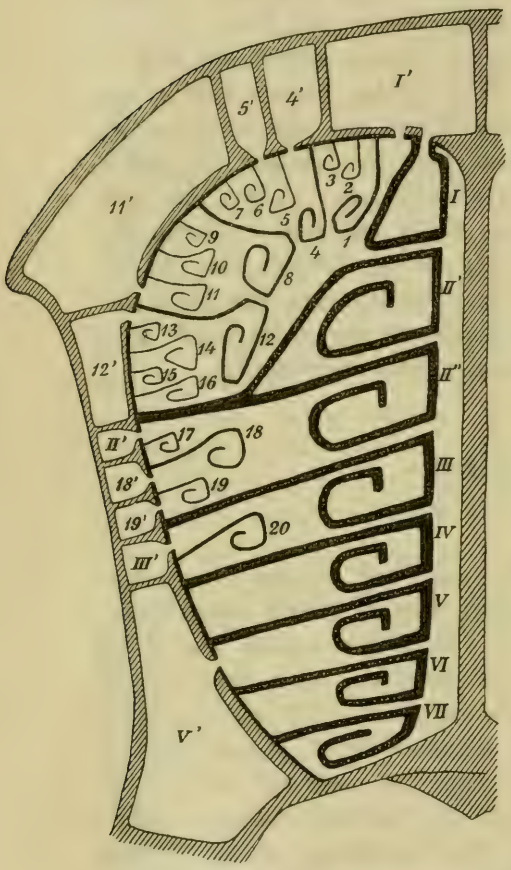


Fig. 8.

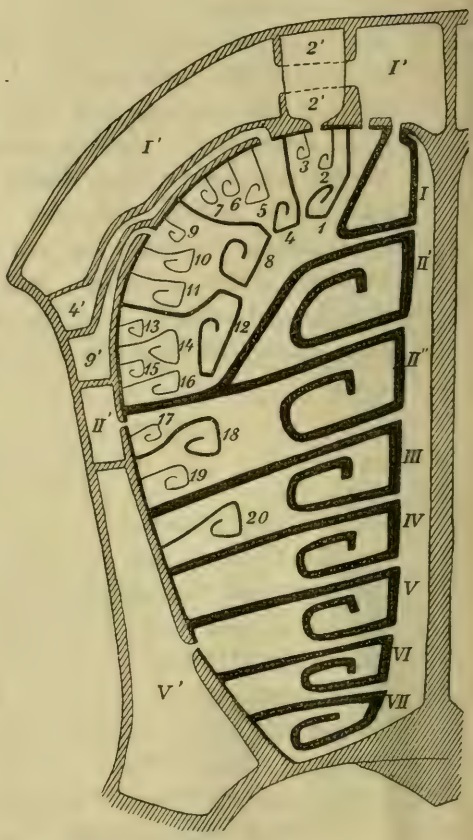


Fig. 7. *Schwein* (Nr. 9 der Tabelle pag. 195). Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Fig. 8. *Schwein* (Nr. 11 der Tabelle pag. 195). Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Von der Regio olfactoria wird ein System von pneumatischen Räumen[1] durch Ausstülpungen der Nasenschleimhaut zwischen den

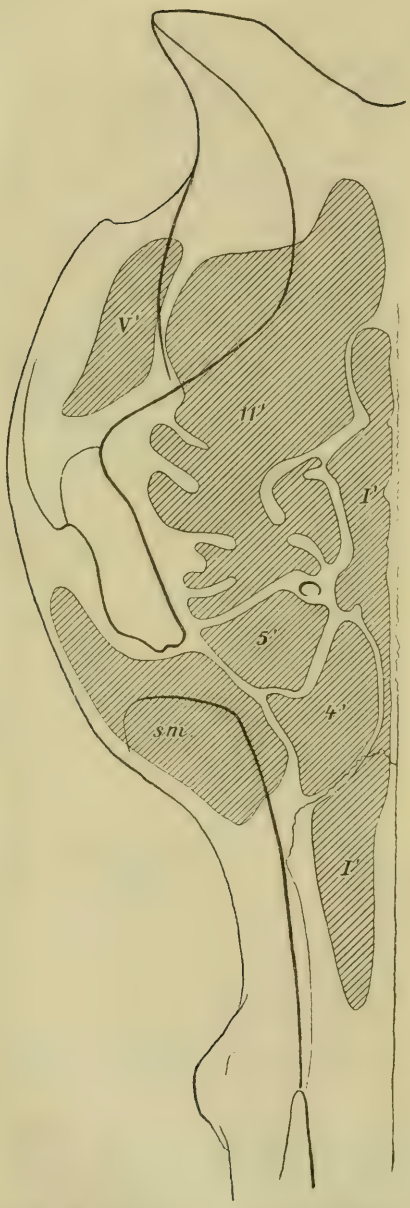
[1] Die Darstellungen über die pneumatischen Räume beim Schwein in den verschiedenen Handbüchern über die komparative Anatomie der Hausthiere sind sehr mangelhaft; die meisten Verfasser (3, 4, 5, 6, 7, 9) kennen nur eine Stirn-, eine Kiefer- und eine Keilbeinhöhle. Sussdorf (8, pag. 276) beschreibt eine Kieferhöhle, eine Keilbeinhöhle, 2—3 Stirnhöhlen und ein Paar »Nasengrundhöhlen«, giebt aber die Lage der Öffnungen gar nicht genau an.

Basallamellen der Ethmoturbinalien entwickelt, und man findet dann in diesen Zwischenräumen die schmalen, spaltförmigen, bei den erwachsenen Exemplaren ca. $^1/_2$ cm langen Öffnungen der pneumatischen Höhlen. Die nebenstehende Tabelle giebt eine Übersicht über die in einer Reihe von untersuchten Köpfen gefundenen pneumatischen Räume, mit markirten Zahlen nach dem pag. 180 angegebenen Markensystem bezeichnet (vgl. für Nr. 9 und 11 Textfig. 7 und 8). Die Tabelle zeigt, dass das System mit dem zunehmenden Alter entfaltet wird. Beim ganz jungen Schwein (Nr. 1 und 2) findet sich nur eine kleine Höhle (I') im vordersten Theil des Stirnbeins; beim halb- und dreivierteljährigen Schwein (Nr. 3—7) treten noch 2 Höhlen auf, von denen die eine ($4'$) sich in den Fornix, die andere (V') sich in die Basis cranii ausbreitet, aber erst am Schlusse des Zahnwechsels ist das System vollständig entfaltet und enthält eine größere

Nr. 1	Schwein, 1 Mon. alt	I'	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
- 2	- c. 2 - -	I'	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
- 3	- - $^1/_2$ Jahr -	I'	—	$4'$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	V'
- 4	- - $^3/_4$ - -	I'	—	$4'$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	V'
- 5	- - - - -	I'	—	$4'$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	V'
- 6	- - - - -	I'	—	$4'$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	V'
- 7	- - 1 - -	I'	—	$4'$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	V'
- 8	- - 2 - -	I'	—	$4'$	—	—	$11'$	—	—	—	—	—	III'	V'
- 9	♂, - 2 - -	I'	—	$4'$	$5'$	—	$11'$	$12'$	II'	—	$18'$	$19'$	III'	V'
- 10	♀, - 4 - -	I'	—	$4'$	—	—	$11'$	—	II'	$17'$	—	—	—	V'
- 11	♀, alt	I'	$2'$	$4'$	—	$9'$	—	—	II'	—	—	—	—	V'

oder kleinere Anzahl von selbständigen, pneumatischen Räumen, die von einander durch dünne Scheidewände vollständig getrennt sind; in den schleimhautbekleideten Scheidewänden fanden sich nie Defekte. Gleichzeitig mit der Vergrößerung der Anzahl der pneumatischen Räume nimmt auch der Umfang derselben bedeutend zu und erreicht beim alten Schwein eine sehr ansehnliche Größe; die pneumatischen Räume breiten sich besonders in den Knochen des Gehirntheils des Schädels aus, während sie im Gesichtstheil desselben nur eine sehr beschränkte Ausbreitung erreichen. Aus der Tabelle geht ferner hervor, dass die Systeme großen Variationen bei den verschiedenen Individuen unterworfen sind, theils die Zahl der Höhlen (10 Höhlen bei Nr. 9, 6 bei Nr. 10 und 11, 5 bei Nr. 8) theils ihre Nummern betreffend; und nur eine geringe Zahl der Höhlen findet sich konstant (I', $4'$, V'). Nicht selten findet man eine so-

Fig. 9.



Schwein (Nr. 9 der Tabelle pag. 195). Rechte Hälfte des Kopfes von oben gesehen mit Umriss der pneumatischen Höhlen.

gar bedeutende Asymmetrie der Höhlen in beiden Hälften eines Schädels.

In dem Folgenden werden wir die Verhältnisse der pneumatischen Räume bei Nr. 9, 10 und 11 in der Tabelle genauer betrachten.

Beim Eber (Nr. 9) enthält das System die größte Anzahl von Höhlen. Die Höhlen *I'*, *4'*, *5'* und *11'* liegen im Fornix (vgl. Textfig. 9); *I'*, *4'* und *5'* stellen kleine Räume dar (*I'* hat eine bedeutende Länge, ist aber sehr schmal), die sich in dem hintersten Theil des Nasenbeins und dem vorderen Theil des Stirnbeins ausbreiten, während *11'* eine große und sehr unregelmäßige Höhle bildet, die den hinteren Theil des Stirnbeins, das Scheitelbein und den oberen Theil des Schläfenbeins (squama) einnimmt, im letzterwähnten Knochen an die Höhle *V'* grenzend. In der medialen Orbitalwand (d. h. im Thränenbein, in der Orbitalplatte des Stirnbeins und in der Ala parva des vorderen Keilbeins) findet sich eine Reihe von kleinen Höhlen (*12'*, *II'*, *18'*, *19'* und *III'*, vgl. Textfig. 7), die eine unterhalb der anderen liegend; die oberste (*12'*) ist die größte und liegt, nach oben an die Höhle *4'* grenzend, in der Orbitalplatte des Stirnbeins und im Thränenbein; die übrigen

Höhlen sind alle niedrig und schmal. Die Höhle *V'* wird erst beim halbjährigen Schwein entfaltet (vgl. die Tabelle und Textfig. 10), nimmt aber rasch an Umfang zu und bildet bei dem untersuchten Eber eine große Höhle, die in den Körpern des vorderen und hinteren Keilbeins liegt und sich außerdem theils nach unten in den Processus pterygoideus theils auswärts ins Schläfenbein ausbreitet.

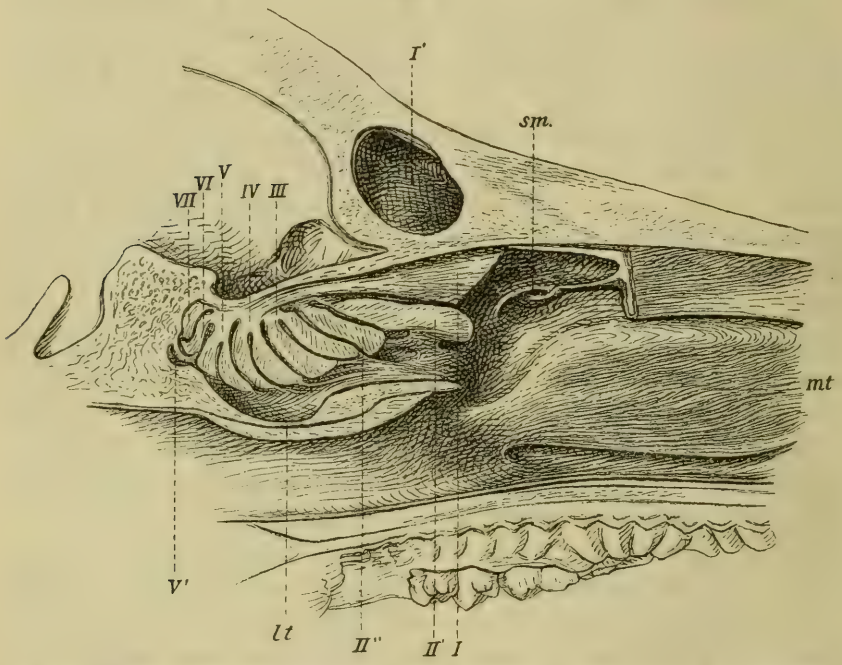
Bei Nr. 10 und 11 in der Tabelle finden sich mehrere Abweichungen von den für den Eber erwähnten Verhältnissen: theils ist die Anzahl der Höhlen reducirt worden (es finden sich deren nur 6), theils treten neue Höhlen auf (*2'*, *9'*, *17'*) und außerdem bietet die Ausbreitung der Höhlen bedeutende Variationen dar:

Bei der Sau Nr. 10 liegen die Höhlen *4'* und *11'* im vordersten Theil des Stirnbeins, und ihr gesammter Umfang entspricht ungefähr dem der Höhlen *4'* + *5'* beim Eber. Höhle *I'* hat dagegen eine sehr ansehnliche Ausbreitung erreicht, indem sie sich hinter den Höhlen *4'* und *11'* stark ausbreitet und einen Raum einnimmt, welcher dem der Höhlen *I'* + *11'* des Ebers entspricht. Es finden sich nur zwei »orbitale« (d. h. in der lateralen Orbitalwand liegende) Höhlen, die im Ganzen einen Theil des Schädels pneumatisiren, welcher beim Eber fünf Höhlen enthält, und jede von diesen beiden Höhlen erreicht daher einen Umfang, der viel größer ist als der, welcher den einzelnen »orbitalen« Höhlen des Ebers zukommt.

Bei der Sau Nr. 11 (vgl. Textfig. 8), die ein sehr altes Thier war, haben die pneumatischen Räume sich noch mächtiger entfaltet als die bei Nr. 9 und 10. Dies wird durch die enorme Ausbreitung der Höhle *I'* hergestellt; diese Höhle schiebt sich unter die die vordere Hälfte des Stirnbeins einnehmende Höhle *2'* nach hinten und breitet sich durch das Scheitelbein ins Hinterhauptsbein hinein aus, in welchem Knochen sie sich theils in den hohen Nackenkamm hinaufstreckt, theils nach unten bis ungefähr zu 1 cm vom Rande des Foramen magnum hinab verlängert; außerdem breitet sie sich ins Schläfenbein hinein aus und schickt eine Verlängerung in den Processus zygomaticus hervor. In dem temporalen Theil der Höhle liegt der lange äußere Gehörgang als ein breites, stark hervorragendes, knöchernes Rohr auf ihrer hinteren Wand. Höhle *4'* ist vom Fornix in die mediale Orbitalwand verschoben worden und liegt hier über den Höhlen *9'* und *11'*. Höhle *V'* hat einen sehr ansehnlichen Umfang erreicht, erstreckt sich durch die ganze Basis cranii und breitet sich außerdem aufwärts in den untersten Theil des Schläfenbeins hinauf aus.

Bei sämmtlichen untersuchten Schweinen kommt eine Höhle vor (*sm* Textfig. 9), deren Öffnung sich am Vorderrande der Seitenplatte, oberhalb des Maxilloturbinale und dicht unter der Basallamelle des Nasoturbinale befindet, medial durch einen bogenförmigen Einschnitt im Rande der Seitenplatte begrenzt (vgl. *sm* Textfig. 10). Diese Höhle

Fig. 10.



Der hintere Theil der linken Nasenhöhle von einem ca. 3/4 Jahr alten *Schwein* (Nr. 6 der Tabelle pag. 195). Die Nasenscheidewand und ein Theil vom Nasoturbinale sind entfernt worden. *I—VII* erster bis achter Riechwulst; *I'* pneumatischer Raum im Stirnbein; *sm* die Öffnung der Kieferhöhle; *mt* Maxilloturbinale; *lt* Lamina transversalis. In dem Körper des Präsphenoids sieht man die Anlage der Höhle *V'*.

liegt im hintersten Theil des Oberkiefers, im Thränen- und Jochbein und erreicht bei den erwachsenen Thieren einen recht ansehnlichen Umfang. Der Canalis infraorbitalis liegt auf der unteren, der Ductus naso-lacrymalis auf der oberen Wand der Höhle.

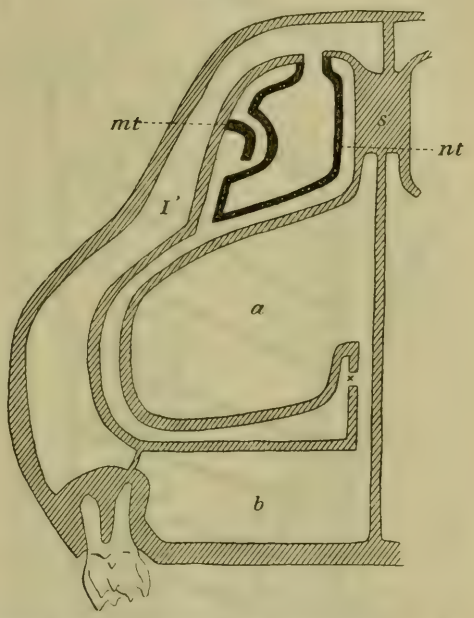
Die Höhle *I'* breitet sich konstant in den mittleren Theil des Nasoturbinale hinein aus.

Dicotyles labiatus (♂ sen.).

Die Nasenhöhle zeigt mehrere eigenthümliche Verhältnisse: In einer Querebene durch m_1 findet sich auf der Nasenscheidewand,

ca. 2 cm über der Gaumenfläche, eine kleine abgerundete Öffnung (Diameter ca. 3 mm; vgl. × Textfig. 11), die in eine große unregelmäßige Höhle hineinführt, welche im harten Gaumen und in der Nasenscheidewand liegt. Der palatine, ca. 2 cm hohe Theil der Höhle (*b* Textfig. 11) liegt in der Pars horizontalis des Gaumenbeins und im hinteren Theil des Processus palatinus des Oberkiefers und erstreckt sich von einer Querebene durch p_4 bis zu einer solchen dicht hinter m_3. Der septale Theil der Höhle (*a* Textfig. 11), der mit dem palatinen Theil durch einen kurzen und engen Gang in Verbindung steht, nimmt ungefähr die untere Hälfte der Nasenscheidewand in der Strecke vom vierten Riechwulste bis zu einer Querebene vor dem Eckzahn ein, und dieser pneumatische Theil der Nasenscheidewand bildet einen hohen und breiten, sowohl nach vorn als nach hinten sich allmählich verstreichenden Wall, welcher den größten Theil des unteren Nasenganges beinahe vollständig ausfüllt. Die gesammte Höhle wird durch zahlreiche, hervorragende Kämme in mehrere kleine, mit einander in Verbindung stehende Räume getheilt.

Fig. 11.



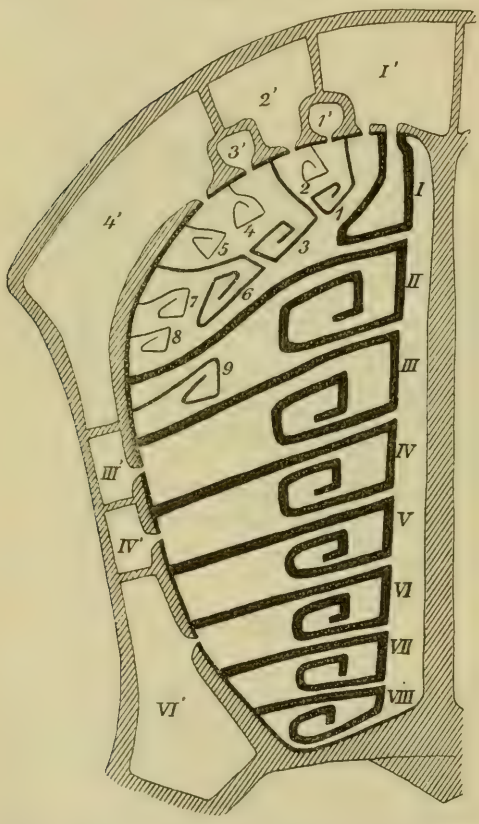
Dicotyles labiatus. Schematischer Querschnitt durch die Nasenhöhle, durch m_1. Bei × findet sich die Öffnung der pneumatischen Höhle, die sich in der Gaumenfläche (*b*) und im unteren Theil der Nasenscheidewand (*a*) ausbreitet (vgl. den Text). *s* Nasenscheidewand; *nt* Nasoturbinale; *mt* Maxilloturbinale. *I'* pneumatischer Raum (vgl. Textfig. 12).

Das Siebbein hat acht Endoturbinalien, jedes mit einem Riechwulste versehen. Erster Riechwulst ist durch seine bedeutende Größe ausgezeichnet; sein hinterer Theil ist niedrig und einfach eingerollt, während der größere vordere Theil mittels einer Pneumatisation eine sehr ansehnliche Höhe erreicht hat (s. unten). Der siebente, der achte und der hinterste Theil des sechsten Riechwulstes füllen eine tiefe Aushöhlung an der Vorderfläche des Keilbeinkörpers aus. Es

finden sich neun Ektoturbinalien, die in der in Textfig. 12 dargestellten Weise gelagert sind; die mediale Reihe wird von dem 1., 3., 6. und 9. Ektoturbinale gebildet.

Von der Regio olfactoria geht ein System von pneumatischen Räumen aus, deren Öffnungen in den Zwischenräumen zwischen den Basallamellen der Ethmoturbinalien liegen (vgl. Textfig. 12); die Räume zeichnen sich theils durch ihre unregelmäßigen Formen, theils durch die außerordentlich komplicirte Ausbreitungsweise aus; sie schieben sich theils unter den Nachbarhöhlen, theils zwischen ihnen hinauf und erreichen daher die Oberfläche des Schädels an verschiedenen Stellen, so dass sie in dem größten Theil des Stirnbeins in zwei Schichten, die eine oberhalb der anderen, gelagert sind. Die knöchernen Scheidewände zwischen den Höhlen bestehen größtentheils aus einem feinmaschigen Netzwerke von sehr dünnen Knochenbälkchen, aber die Schleimhaut bedeckt alle Lücken, so dass die schleimhautbekleideten Scheidewände vollständig sind.

Fig. 12.



Dicotyles labiatus. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Von den speciellen Verhältnissen der pneumatischen Höhlen werden wir Folgendes erwähnen: Die sehr umfangreiche und unregelmäßige Höhle *I'* erreicht die Oberfläche des Schädels im vordersten und hintersten Theil des Stirnbeins, während ihr mittlerer Theil von der Höhle *2'* überlagert wird, aber sie verlängert sich

außerdem abwärts durch das Thränenbein in den Oberkiefer hinein und bildet in diesem Knochen eine hohe und große Höhle, die sich medialwärts in den Processus alveolaris verlängert und hier an den palatinen Theil der von der Nasenscheidewand kommenden Höhle grenzt, während sie von oben und hinten eine umfangreiche Ausstülpung ins Nasoturbinale hinein sendet. Höhle *4'* bildet einen großen und unregelmäßigen Raum im hintersten Theil des Fornix und verlängert sich im Hinterhauptsbein bis ungefähr zur Mitte der Nackenfläche hinab. Die Höhlen *1'* und *3'* bilden ein Paar sehr kleine Ausstülpungen, welche die Oberfläche des Schädels nicht erreichen, indem sie von den Höhlen *I'*, *2'* und *4'* überlagert werden (vgl. Textfig. 12). Die Höhlen *III'* und *IV'* sind klein und schmal und liegen in der Orbitalplatte des Stirnbeins und in der Ala parva, während die Höhle *VI'* einen ansehnlichen Raum in den Körpern des vorderen und hinteren Keilbeins darstellt.

Das Maxilloturbinale ist im vordersten Drittel der Nasenhöhle am Oberkiefer in gewöhnlicher Weise angeheftet; aber hinter der stark hervorragenden Alveole des Eckzahns schwingt seine Anheftungslinie stark nach oben und läuft im hintersten Drittel der des Nasoturbinale parallel und nur ca. 1 cm von ihr entfernt. Der vorderste Theil des Maxilloturbinale bildet ein einfach eingerolltes Blatt; aber nach hinten hört die Einrollung allmählich auf, und das Maxilloturbinale bildet hier nur einen sehr niedrigen Kamm, der vom Nasoturbinale vollständig überlagert wird.

Oberhalb dieses Kammes findet sich eine schmale kleine Öffnung, nach hinten durch einen bogenförmigen Einschnitt im Vorderrande der Seitenplatte dicht unterhalb der Basallamelle des Nasoturbinale begrenzt; diese Öffnung, welche dem Lageverhältnisse des Maxilloturbinale entsprechend dicht unter der Nasenhöhlendecke liegt, bildet den Eingang einer langen aber niedrigen Höhle im Nasenbein und im vordersten Theil des Stirnbeins, nach hinten an die Höhle *I'* grenzend.

. *Hippopotamus amphibius* (sen. Schädel).

In dem vorliegenden Schädel sind die Ethmoturbinalien außerordentlich defekt, und eine Untersuchung ihrer Zahl und Lagebeziehungen ist daher ganz ausgeschlossen. Die Seitenplatte des Siebbeins ist gut konservirt. Der vordere Theil des Nasoturbinale ist einfach eingerollt, während der hintere pneumatisch ist.

Von der Regio olfactoria geht ein System von pneumatischen Höhlen

aus, deren Anzahl sehr gering ist; die Öffnungen liegen in den Zwischenräumen zwischen den Basallamellen, aber des defekten Zustandes des Siebbeins wegen war es nicht möglich, die Lagebeziehungen der Öffnungen zu bestimmen, und die Zahlen verweisen daher nicht auf die Nummern der Basallamellen.

Fig. 13.

Hippopotamus amphibius. Der hinterste Theil der linken Hälfte des Schädels, von oben gesehen, mit Umriss der pneumatischen Höhlen.

Höhle *1* (vgl. Textfig. 13) ist eine kleine Höhle im hintersten Theil des Stirnbeins und im vordersten Theil des Scheitelbeins.

Höhle *2* liegt in der Orbitalplatte des Stirnbeins unterhalb der Höhle *1*; sie ist sehr klein.

Höhle *3* bildet einen nicht sehr umfangreichen Raum in den Körpern des vorderen und hinteren Keilbeins.

Höhle *sm*: Im Thränenbein, Jochbein, im vordersten Theil des Stirnbeins und im hintersten Theil des Nasenbeins findet sich eine große, tiefe und unregelmäßige Höhle, die sich medialwärts in den hinteren Theil des Nasoturbinale verlängert; sie mündet in die Nasenhöhle am vorderen Rande der Seitenplatte ein, und die Öffnung wird nach hinten durch einen bogenförmigen Einschnitt in diesem Rande dicht unterhalb des Nasoturbinale begrenzt.

Bemerkenswerth ist der außerordentlich kleine Umfang der Pneumaticität beim Hippopotamus.

b) **Wiederkäuer.**

Camelus bactrianus, jun.

\- - ♂ sen.

\- - ♀ sen. Schädel.

Camelus dromedarius, ♀. Schädel.

Das umfangreiche Siebbein besitzt fünf Endoturbinalien mit sechs Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter theilt, jedes einen Riechwulst bildend. Erster und zweiter Riechwulst sind durch ihre bedeutende Größe ausgezeichnet, die mittels der ansehnlichen Vorstülpungen[1] hergestellt wird; die übrigen Riechwülste sind durch einfache oder doppelte Einrollung der Basallamellen gebildet. Fünfter und sechster Riechwulst füllen eine seichte Vertiefung an der Vorderfläche des Körpers des vorderen Keilbeins aus.

Fig. 14.

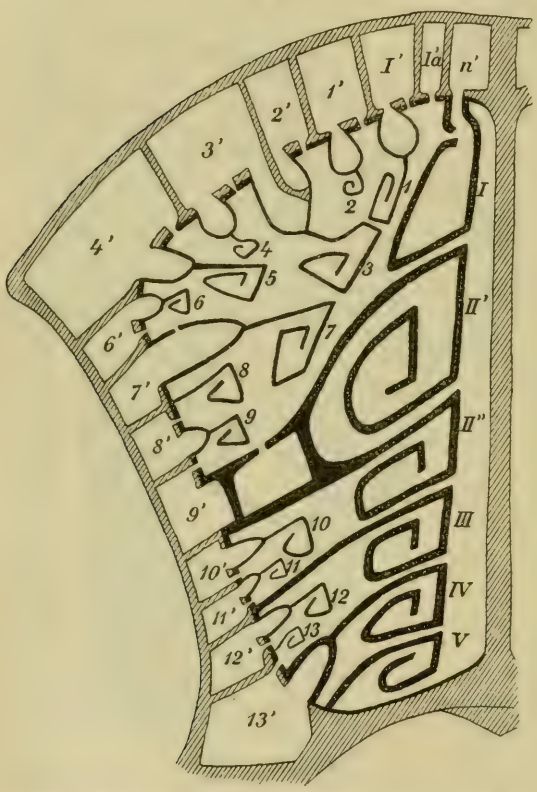
Camelus bactrianus jun. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle dicht vor der Siebplatte und ihr parallel; Nasoturbinale (*I*) ist in seinem hintersten eingerollten Theil durchschnitten dargestellt. Über die punktirte Höhle *IV'* vgl. den Text pag. 208.

Mehrere Ethmoturbinalien bieten zufolge einer Pneumatisation eigenthümliche Verhältnisse dar: Jede von den Basallamellen des zweiten Endo- und des siebenten Ektoturbinale enthält einen pneumatischen Raum, der mit der Nasenhöhle durch eine

[1] Vgl. Textfig. 6 in meiner Arbeit: Über die Pneumaticität des Schädels der Säugethiere. I.

kleine, abgerundete, an der oberen (lateralen) Fläche der Basallamelle liegende Öffnung kommunicirt (vgl. Textfig. 14); der Raum des zweiten Endoturbinale ist auf die Basallamelle begrenzt (vgl. Taf. X Fig. 6 *), während die Höhle im siebenten Ektoturbinale sich von der Basallamelle in die außenliegenden Knochen (mediale Orbitalwand) zwischen den Höhlen *6'* und *8'* verlängert (vgl. Taf. X Fig. 4, 7'). Die Basallamellen einer bedeutenden Zahl von den Ektoturbinalien und beim Camel. bactrianus ♂ außerdem vom vierten Endoturbinale werden dadurch pneumatisirt, dass die Höhlen in den Schädelknochen Verlängerungen hineinsenden; beim jungen Kamel (vgl. Taf. X Fig. 4—6) ist dies mit den fünf obersten Ektoturbinalien der Fall, während beim ♂ sen. nur das achte und dreizehnte Ektoturbinale nicht pneumatisch sind. Die betreffenden Ektoturbinalien bilden dabei hohe und breite Wälle, die nur ganz nach hinten am Ursprunge von der Siebplatte mit kurzen, eingerollten Blättern versehen sind. Es finden sich 13 Ektoturbinalien, in der in Textfig. 14 dargestellten Weise gelagert; die mediale Reihe wird vom 1., 3., 7., 10. und 12. Ektoturbinale gebildet.

Fig. 15.

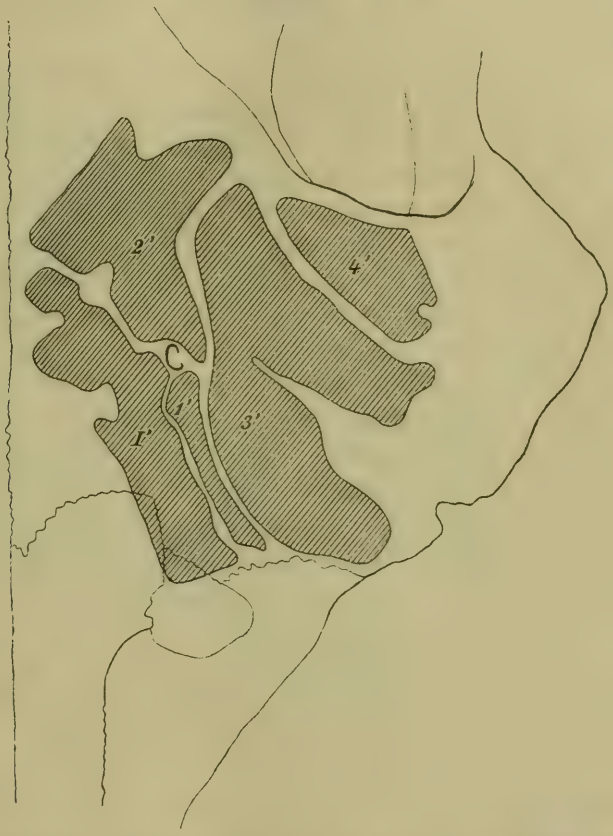


Camelus bactrianus ♂ sen. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. Der Schnitt durch das Nasoturbinale ist an der Grenze zwischen dem eingerollten und dem vorgestülpten Theil dargestellt.

Der Schädel des Kamels enthält ein System von pneumatischen Räumen, die von der Regio olfactoria durch Ausstülpungen der Nasenschleimhaut zwischen den Basallamellen der Ethmoturbinalien ent-

wickelt werden, und man findet dann die spaltförmigen, $^1/_2$—1 cm langen Öffnungen in den Zwischenräumen zwischen den Basallamellen liegend (vgl. Textfig. 14—15 und Taf. X Fig. 4—6). Beim erwachsenen Kamel erreicht die Pneumaticität einen sehr ansehnlichen Umfang; die pneumatischen Höhlen umgeben die Ethmoidalregion von allen Seiten her, sich vom Fornix cranii durch die mediale

Fig. 16.



Camelus bactrianus jun. Ein Theil der linken Hälfte des Kopfes von oben gesehen mit dem Umriss der pneumatischen Räume (vgl. den Text).

Orbitalwand in die Basis cranii erstreckend. Die Ursprungstheile der Höhlen d. h. die den Öffnungen am nächsten liegenden Theile sind in ganz bestimmter Weise gelagert: in einer Reihe, im Fornix die eine Höhle lateral von der anderen, in medialer Orbitalwand die eine Höhle unterhalb der anderen liegend (vgl. Taf. X Fig. 4); beim weiteren Ausbreiten der Höhlen in den Knochen geht diese regelmäßige

Lagerung verloren, indem die Höhlen sich zwischen einander in unregelmäßigster Weise hineinschieben; die Höhlen des Fornix erreichen den größten Umfang, während die orbitalen Höhlen alle klein oder sehr klein sind. Die pneumatischen Räume waren von einander ganz isolirt, und die schleimhautbekleideten Scheidewände enthielten nie Verbindungsöffnungen zwischen ihnen; in den knöchernen Scheidewänden fanden sich häufig Defekte, oft in Form von recht großen Lücken, aber diese wurden vollständig von der Schleimhaut geschlossen.

Von den Einzelbefunden werden wir noch Folgendes erwähnen:

Beim *Camelus bactr.* jun. breiten sich die Höhlen *I'—4'* im Stirnbein aus (vgl. Textfig. 16), und Höhle *3'* besitzt den größten Umfang; Höhle *I'* erstreckt sich außerdem ein wenig ins Nasenbein hinein und unter die Bindegewebsplatte zwischen dem Stirn-, Nasen- und Oberkieferbein hervor; diese Höhlen verlängern sich in die Basallamellen der obersten vier Ektoturbinalien (über die speciellen Verhältnisse vgl. Taf. X und Textfig. 14). Die Höhlen *5'—12'* liegen alle in der Orbitalplatte des Stirnbeins (*12'* erstreckt sich außerdem ein wenig ins Gaumenbein hinab) und bilden eine Reihe von kleinen, niedrigen, theilweise ziemlich langen Höhlen; *5'* pneumatisirt die Basallamelle des fünften Ektoturbinale. Beim jungen Kamel findet sich noch kein pneumatischer Raum in der Basis cranii.

Beim *Camel. bactr.* ♂ sen. umfasst das System größtentheils dieselben Höhlen wie das des jungen Kamels (die Höhlen *I'*, *1'*, *2'*, *3'*, *4'*, *5'*, *6'*, *7'*, *8'*, *10'* und *12'*), enthält aber außerdem die Höhlen *I'a*, *9'*, *11'* und *13'*, während dagegen *5'* und *II'* des jungen Kamels fehlen. Der gesammte Umfang der Höhlen ist bedeutend vergrößert worden, aber gleichzeitig findet man in der Ausbreitungsweise sehr große Variationen; die Höhlen *1'* und *2'* sind bedeutend reducirt worden, während dagegen Höhle *4'* einen ansehnlichen Umfang erreicht hat (vgl. Textfig. 17). Von dem Zwischenraum zwischen den Basallamellen des ersten Endo- und ersten Ektoturbinale gehen zwei Höhlen aus; ca. 4 cm hinter der Öffnung der Höhle *I'* findet sich eine spaltförmige, ca. 1 cm lange Öffnung, die in die Höhle *I'a* hineinführt. Das Nasoturbinale ist typisch gebaut; aber von dem hinteren Theil des von der Vorstülpung eingeschlossenen Raums streckt sich eine kleine Verlängerung (Textfig. 15 und 17 *n'*) in den vordersten Theil des Stirnbeins hinauf, und diese Verlängerung steht mit dem Raume der Vorstülpung durch eine kleine, abgerundete Öffnung in Verbindung. Über die speciellen Verhältnisse, die Pneu-

matisation der Basallamellen betreffend, vgl. Textfig. 15. Zwischen den Basallamellen des dreizehnten Ektoturbinale und des vierten Endoturbinale findet sich eine kleine ovale Öffnung, die in eine Höhle

Fig. 17.

Camelus bactrianus ♂ sen. Ein Theil der linken Hälfte des Kopfes von oben gesehen mit dem Umriss der pneumatischen Höhlen (vgl. den Text).

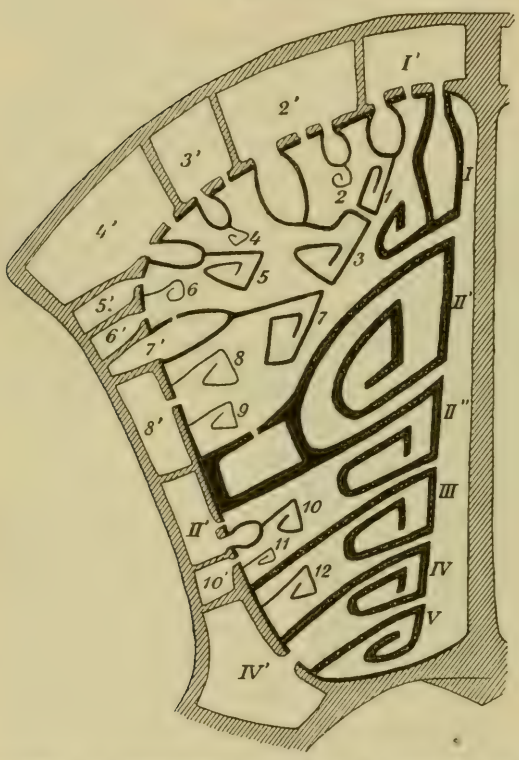
im Körper des Präsphenoids hineinführt; sie pneumatisirt die Basallamelle des vierten Endoturbinale.

Bezüglich der beiden Schädel sei noch Folgendes erwähnt: Beim Kamele findet sich im Körper des Präsphenoids außer der Höhle

13' noch die Höhle *IV'* (s. die punktirte Höhle *IV'* Textfig. 14), während das Präsphenoid des Dromedar nur die Höhle *IV'* enthält.

Bei den vier untersuchten Exemplaren fand sich eine, selbst bei den Erwachsenen nur kleine Höhle im hintersten Theil des Oberkiefers, im Thränen- und Jochbein, die in die Nasenhöhle oberhalb des Maxilloturbinale am vorderen Rande der Seitenplatte einmündet; die Öffnung wird nach hinten durch einen bogenförmigen Einschnitt im Rande der Seitenplatte dicht unterhalb der Basallamelle des Nasoturbinale begrenzt.

Fig. 18.



Auchenia sp. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

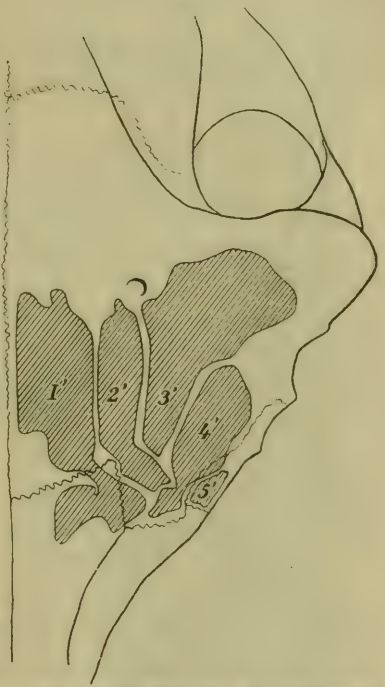
Auchenia sp. (m_3 eben hervorgebrochen).

Das Siebbein verhält sich wesentlich wie das des Kamels, nur mit folgenden Ausnahmen: Der hintere Theil des Nasoturbinale ist einfach eingerollt, während sein mittlerer Theil pneumatisch ist (vgl. Textfigur 18) und nicht wie beim Kamel nach dem allgemeinen Typus (Hervorstülpung der Basallamelle) gebaut. Das dreizehnte Ektoturbinale des Kamels fehlt, so dass man beim Lama nur deren zwölf findet, die betreffs Lage und Ordnung sich sehr eng an die des Kamels anschließen. Mehrere Basallamellen sind pneumatisch; jede der Basallamellen des siebenten Ekto- und zweiten Endoturbinale enthält einen selbständigen pneumatischen Raum, gleichwie beim Kamel, während die Pneumatisation der übrigen Basallamellen durch Verlängerungen

von den pneumatischen Höhlen im Schädel zu Stande kommt; über die speciellen Verhältnisse vgl. Textfig. 18.

Von der Regio olfactoria wird ein System von pneumatischen Räumen durch Ausstülpungen der Nasenschleimhaut zwischen den Basallamellen der Ethmoturbinalien entwickelt, und in den Zwischenräumen zwischen denselben finden sich die spaltförmigen Öffnungen der Höhlen (vgl. Textfig. 18). Die Pneumaticität erreicht einen recht ansehnlichen Umfang, und namentlich sind die im Fornix liegenden Höhlen durch ihre bedeutende Tiefe ausgezeichnet. Die Höhlen umlagern die Ethmoidalregion von allen Seiten her (Fornix, medialer Orbitalwand und Basis) und sind in ähnlicher Weise wie beim Kamel geordnet, aber bei dem untersuchten Lama zeichnete sich die ganze Ausbreitung der Höhlen in den Schädelknochen durch ihre große Regelmäßigkeit aus; im Stirnbein und im hintersten Theil des Nasenbeins finden sich die Höhlen *1′—4′*, außerordentlich regelmäßig in einer Reihe geordnet, die eine lateral von der anderen liegend (vgl. Textfig. 19); sie sind alle langgestreckt und ziemlich schmal, und nur die Höhle *3′* erreicht einen größeren Umfang, indem ihr hinterer Theil sich stark ausbreitet und sich beinahe an die Linea temporalis erstreckt. Die Höhle *1′* verlängert sich in den mittleren Theil des Nasoturbinale hinein (vgl. Textfig. 18). In medialer Orbitalwand, d. h. in der Orbitalplatte des Stirnbeins, im Thränenbein und im obersten Theil des Gaumenbeins liegen die Höhlen *5′—10′*; die Höhle *5′* ist recht groß, während die unterliegenden alle sehr klein sind; sie sind in einer Reihe geordnet, die eine unter der anderen liegend. Schließlich findet man eine kleine Höhle *IV′* im Körper des Präsphenoids.

Fig. 19.



Auchenia sp. Ein Theil der linken Hälfte des Kopfes, von oben gesehen, mit Umriss der pneumatischen Höhlen (vgl. den Text).

Die Scheidewände zwischen mehreren Höhlen (namentlich denen des Fornix) bestehen gleichwie beim Kamel theilweise nur aus der Schleimhaut, so dass diese pneumatischen Räume im skelettirten Schädel mit einander in Verbindung stehen, aber so lange die Schleimhaut konservirt ist, ist dies nicht der Fall.

Im Vorderrande der Seitenplatte dicht unterhalb der Basallamelle des Nasoturbinale findet sich ein bogenförmiger Einschnitt, welcher den hinteren Umfang einer ovalen Öffnung bildet, die in eine recht große Höhle im hintersten Theil des Oberkiefers, im Thränen- und Jochbein hineinführt; am Boden der Höhle läuft der Canalis infraorbitalis, während der Ductus naso-lacrymalis an ihrer lateralen Wand liegt.

Tragulus javanicus.

Das Siebbein hat fünf Endoturbinalien mit sechs Riechwülsten, indem zweiter und dritter Riechwulst von einer gemeinsamen Basallamelle entspringen. Das Nasoturbinale ist in seiner ganzen Länge einfach eingerollt und bildet einen niedrigen Wall. Der sehr kurze und schmale sechste Riechwulst liegt in einer seichten Vertiefung an der Vorderfläche des Körpers des Präsphenoids. Die Form betreffend schließen sich die Riechwülste an die des Schafes recht genau an. Es finden sich sieben Ektoturbinalien; erstes bis fünftes liegen zwischen erstem und zweitem Endoturbinale, sechstes zwischen zweitem und drittem, siebentes zwischen drittem und viertem; sie sind in zwei Reihen geordnet, und die mediale enthält das 1., 2., 4., 5., 6. und 7. Ektoturbinale.

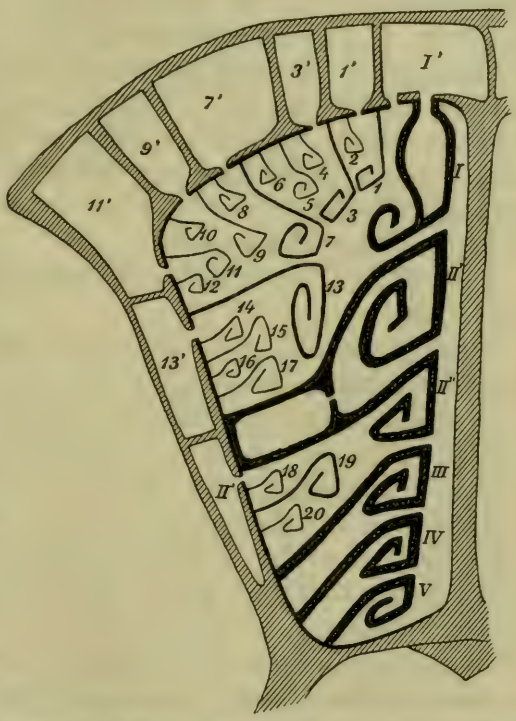
Es findet sich nur ein pneumatischer Raum, der eine recht große Höhle im hintersten Theil des Oberkiefers, im Thränen- und Jochbein bildet, die in die Nasenhöhle am vorderen Rande der Seitenplatte dicht unterhalb der Basallamelle des Nasoturbinale einmündet.

Cervus elaphus. ♂ sen.; ♀ sen.

Das umfangreiche Siebbein hat fünf Endoturbinalien mit sechs Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter spaltet, jedes derselben einen Riechwulst bildend. Die für diese beiden Riechwülste gemeinschaftliche Basallamelle ist pneumatisch und enthält einen kleinen Raum, welcher mit der Nasenhöhle durch eine kleine, abgerundete, zwischen den beiden Blättern liegende Öffnung in Verbindung steht. Der hinterste Theil vom Nasoturbinale ist einfach eingerollt, während sein mittlerer Theil pneu-

matisch ist (s. unten). Die Riechwülste schließen sich, die Form betreffend, sehr eng an die des Kamels an, nur ist die Oberfläche des dritten bis sechsten mit sekundären Faltungen versehen. Das hintere, abgerundete Ende des sechsten Riechwulstes füllt eine recht tiefe Aushöhlung an der Vorderfläche des Körpers des Präsphenoids vollständig aus. Es finden sich zwanzig Ektoturbinalien, über deren Lage vgl. Textfig. 20; die mediale Reihe wird vom 1., 3., 7., 13. und 19. Ektoturbinale gebildet.

Fig. 20.



Cervus elaphus ♂ sen. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Der Schädel enthält ein System von pneumatischen Räumen, die von der Regio olfactoria aus entwickelt werden und mit ihr durch spaltförmige, ca. $^1/_2$ cm lange, zwischen den Basallamellen liegende Öffnungen kommuniciren. Die Ursprungstheile der Höhlen sind in einer Reihe gelagert: im Fornix liegt die eine Höhle lateral von der anderen, in medialer Orbitalwand die eine unter der anderen; aber diese regelmäßige Anordnung geht während der weiteren Ausbreitung der Höhlen in den Knochen größtentheils verloren. Die Höhlen breiten sich im Fornix und in medialer Orbitalwand aus, erreichen aber nicht die Basis cranii, und ihr Umfang ist bei Weitem nicht bedeutend; im Fornix erstrecken sie sich nur bis zu einer Querebene durch das Foramen supraorbitale.

Beim ♂ sen. liegen die Höhlen *I'* bis *11'* im Stirnbein; *I'* verlängert sich in den mittleren Theil des Nasoturbinale hinein, und *11'* breitet sich noch im Thränenbein aus; *7'* und *11'* sind ziemlich groß,

während die übrigen alle klein und schmal sind. Die Höhle *7'* breitet sich unterhalb der Bindegewebsplatte zwischen dem Stirn-, Nasen-, Thränen- und Oberkieferbein aus. Die Höhlen *13'* und *II'* bilden ein Paar kleine und niedrige Höhlen, die in der Orbitalplatte des Stirnbeins und im obersten Theil des Gaumenbeins liegen.

Beim Weibchen enthält das System die Höhlen *I'*, *1'*, *3'*, *4'*, *7'*, *10'*, *13'* und *II'*, von denen die meisten auch beim ♂ vorkommen, aber während seine Höhlen *9'* und *11'* fehlen, treten beim ♀ zwei neue Höhlen, *4'* und *10'*, auf. Der pneumatische Theil des Schädels hat beim ♀ dieselbe Ausdehnung wie der des ♂, aber die Vertheilung auf die einzelnen Höhlen zeigt bedeutende Variationen: der Umfang der Höhlen *4'* + *7'* beim ♀ entspricht ungefähr dem der Höhle *7'* beim ♂, während die Höhle *10'* des ♀ einen großen Raum bildet, dessen Ausbreitung der der Höhlen *9'* + *11'* beim ♂ entspricht; die Höhle *II'* des ♀ ist viel größer als die des ♂, während ihre Höhle *13'* viel kleiner ist.

Die Höhle *I'* breitet sich in den mittleren Theil des Nasoturbinale hinein aus.

Am Vorderrande der Seitenplatte dicht unterhalb der Basallamelle des Nasoturbinale findet sich ein bogenförmiger Einschnitt, welcher den hintersten Umfang einer ovalen, ca. 1 cm langen Öffnung bildet, die in eine große und unregelmäßige Höhle im Oberkiefer (sowohl dem Körper als dem Processus palatinus), im Thränen- und Jochbein und im Processus palatinus des Gaumenbeins hineinführt; der orbitale Theil des Thränenbeins bildet zufolge dieser Pneumatisation bekanntlich eine große, dünnwandige Kapsel (»die Augenblase«). Ductus naso-lacrymalis liegt an der lateralen Wand der Höhle, während der Canalis infraorbitalis im oberen Rande eines hohen, knöchernen Blattes läuft, welches sich sagittal vom Boden der Höhle hoch emporhebt.

Die knöchernen Scheidewände zwischen den Höhlen bestehen aus einem Netzwerke von dünnen und schmalen Knochenbälkchen, während sie in den frischen Köpfen vollständig sind, indem die Schleimhaut alle Lücken des Netzwerkes bedeckt.

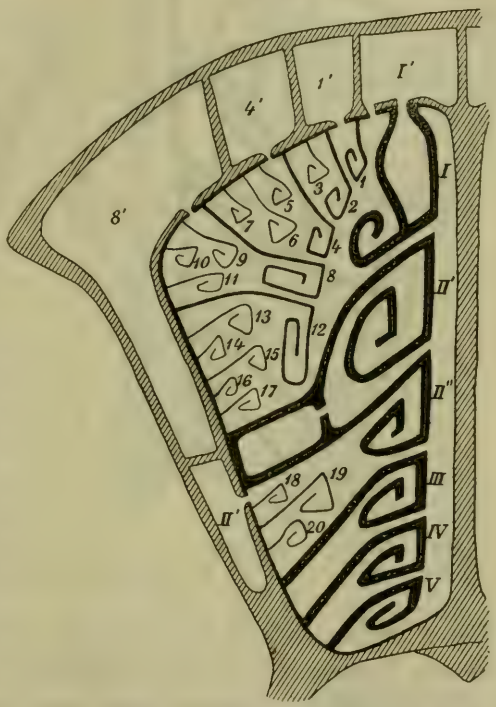
Cervus dama. ♀ sen.; ♀ ca. $^3/_4$ Jahr alt; ♂ neugeboren.

Die Endoturbinalien und die Riechwülste, die Zahl und die Lage der Ektoturbinalien verhalten sich wesentlich wie die des Edelhirsches; nur die Ordnung der Ektoturbinalien ist verschieden, indem

die mediale Reihe das 1., 2., 4., 8., 12. und 19. Ektoturbinale enthält (vgl. Textfig. 21—23).

Im vordersten Theil des Stirnbeins und in medialer Orbitalwand findet sich ein System von pneumatischen Räumen, von der Regio olfactoria aus entwickelt. Schon beim neugeborenen Dammhirsch ist das System vorhanden, aber der Umfang der Höhlen ist nur sehr klein (vgl. Textfig. 23); erst mit dem zunehmenden Alter erreicht die Pneumaticität ihre ganze Entfaltung, aber diese ist selbst beim alten Thier nur auf einen sehr kleinen Theil des Schädels beschränkt; im Fornix erstrecken sich die Höhlen nur lateralwärts bis zu einer Querebene durch das Foramen supraorbitale, während die der medialen Orbitalwand sich in den Orbitalplatten des Stirn- und Thränenbeins ausbreiten und sich nur eine ganz kurze Strecke in die Pars verticalis des Gaumenbeins hinab verlängern; nach vorn breiten sie sich unter die Bindegewebsplatte zwischen dem Nasen-, Stirn-, Thränen- und Oberkieferbein hervor und grenzen hier an den pneumatischen Raum im Oberkiefer an. Die langgestreckten und ziemlich schmalen Höhlen sind in typischer Weise gelagert: die eine lateral von der anderen (in medialer Orbitalwand die eine unterhalb der anderen), und kommuniciren mit der Nasenhöhle durch kleine, abgerundete oder ovale Öffnungen (ihr Diameter wechselte beim erwachsenen Dammhirsch von 2 bis zu 5 mm), die in den Zwischenräumen zwischen den Basallamellen liegen (vgl. Textfig. 21—23). Die Systeme treten mit großen Variationen auf, sowohl bezüglich der Zahl der Höhlen

Fig. 21.



Cervus dama ♀ sen. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

(9 Höhlen beim $^3/_4$jährigen, 6 beim neugeborenen, 5 beim alten) als auch ihrer Nummern; nur die Höhlen *I'*, *1'*, *8'* und *II'* finden sich in allen Systemen, und zwischen diesen Höhlen sind bei den einzelnen Individuen verschiedene Höhlen eingeschoben worden. Die

Fig. 22.

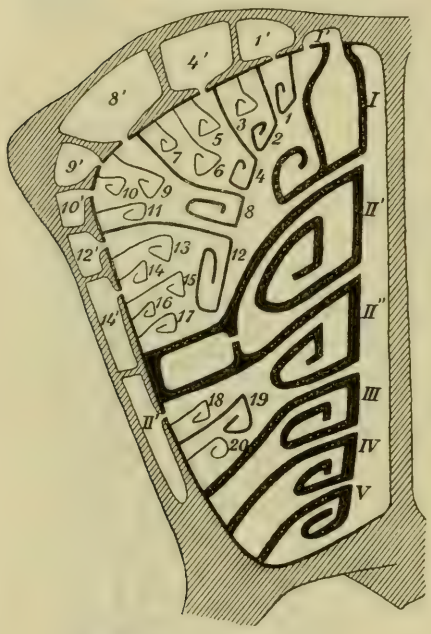
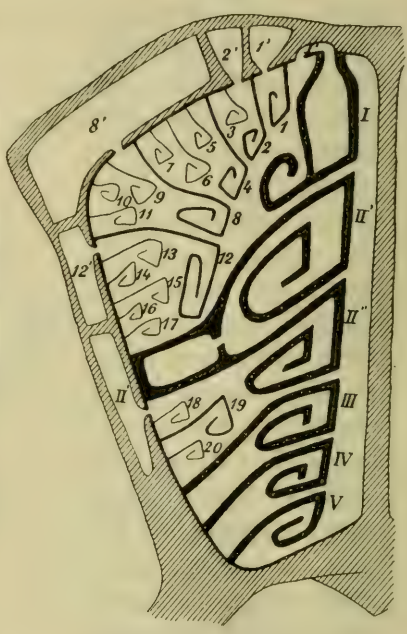


Fig. 23.



Cervus dama, ♀, ca. $^3/_4$ Jahr alt. *Cervus dama* ♂, neugeboren.
Schematische Schnitte durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Höhle *I'* breitet sich in den mittleren Theil des Nasoturbinale ein. Über die Verhältnisse der Scheidewände vgl. den Edelhirsch.

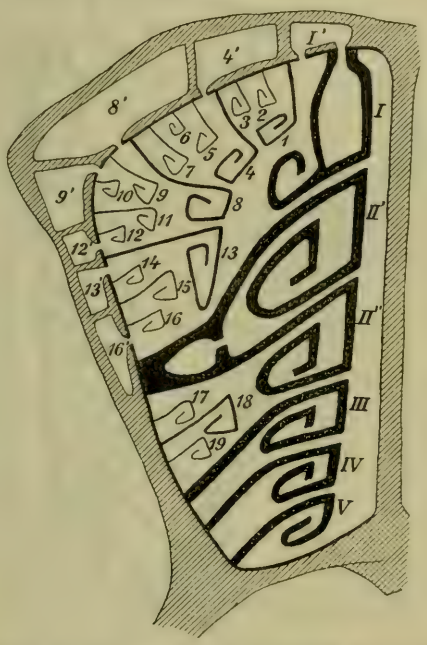
Im Oberkiefer, Thränen-, Joch- und Gaumenbein findet sich eine große, unregelmäßige Höhle; sie sowohl als ihre Öffnung verhalten sich im Wesentlichen ganz wie die beim Edelhirsch.

Cervus porcinus; 2 Tage alt.

Die Endoturbinalien und ihre Riechwülste verhalten sich im Wesentlichen wie die des Edelhirsches; der pneumatische Raum in der Basallamelle des zweiten Endoturbinale ist vorhanden, aber er ist sehr klein. Es finden sich 19 Ektoturbinalien, in der in Textfig. 24 dargestellten Weise angeordnet; 1., 4., 8., 13. und 18. Ektoturbinale bilden die mediale Reihe.

Im Schädel findet sich ein wohl entwickeltes System, sieben pneumatische Höhlen enthaltend, welche in die Regio olfactoria durch kleine, abgerundete, zwischen den Basallamellen der Ethmoturbinalien liegende Öffnungen einmünden. Die Höhle *8'* ist die größte (sie kann eine kleine Erbse in sich aufnehmen), während die übrigen alle sehr klein sind. Sie sind in einer Reihe angeordnet, die eine lateral von der anderen liegend. Die Höhlen *4'*, *8'* und *9'* liegen größtentheils unterhalb der hinteren Hälfte der Bindegewebsplatte zwischen dem Stirn-, Nasen-, Thränen- und Oberkieferbein; die Höhlen *12'*, *13'* und *16'* sind alle im Orbitaltheil des Thränenbeins gelagert. Die im hinteren Theil des Nasenbeins und im vorderen Theil des Stirnbeins liegende Höhle *1'* breitet sich in den mittleren Theil des Nasoturbinale hinein aus.

Fig. 24.



Cervus porcinus, 2 Tage alt. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Am Vorderrande der Seitenplatte dicht unterhalb der Basallamelle des Nasoturbinale findet sich eine kleine, ovale Öffnung, die in eine ziemlich große Höhle im Oberkiefer, im Thränenbein und im vordersten Theil des Processus palatinus des Gaumenbeins hineinführt; die Höhle verlängert sich aufwärts unter die vordere Hälfte der Bindegewebsplatte und grenzt hier an die Höhlen *1'* und *8'* an.

Cervus virginianus. ♀ sen.

Die Endoturbinalien und ihre Riechwülste verhalten sich im Wesentlichen wie die der schon erwähnten Hirsche; die Nische im Körper des Präsphenoids ist sehr tief und wird vollständig vom sechsten Riechwulste ausgefüllt. Es finden sich 13 Ektoturbinalien;

über deren Ordnung vgl. Textfig. 25; die mediale Reihe enthält das 1., 2., 4., 8., 10. und 13. Ektoturbinale.

Im Schädel findet sich ein System, aus fünf pneumatischen Höhlen bestehend, deren gesammter Umfang nur sehr klein ist; die in typischer Weise gelagerten Höhlen breiten sich nur im allervordersten Theil des Stirnbeins (*I'*, *3'*, *4'*) und im Thränenbein (*6'* und *7'*) aus, und die frontalen Höhlen erstrecken sich nur bis zu einer Querebene durch den inneren Augenwinkel. Die Höhle *6'* ist die größte; sie liegt im Gesichtstheil des Thränenbeins, breitet sich aber außerdem nach vorn unterhalb der Bindegewebsplatte aus und grenzt hier an den pneumatischen Raum im Oberkiefer an. Die Höhle *I'* verlängert sich in den mittleren Theil des Nasoturbinale ein. Die Höhlen münden in die Regio olfactoria ein durch kleine, ovale, zwischen den Basallamellen liegende Öffnungen; über deren Lage vgl. Textfig. 25.

Fig. 25.

Cervus virginianus. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Am Vorderrande der Seitenplatte findet sich eine Öffnung, die in einen großen Raum im Oberkiefer, im Thränen- und Jochbein hineinführt. Die Begrenzung der Öffnung und die Höhle schließen sich an die des Edelhirsches sehr eng an.

Rangifer tarandus. ♂ sen.; ♀ sen. Schädel; neugeboren.

Über die Endoturbinalien und die Riechwülste vgl. den Edelhirsch. Es finden sich 16 Ektoturbinalien, in der in den Textfig. 26 und 28 dargestellten Weise angeordnet; 1., 2., 4., 8., 12. und 16 Ektoturbinale bilden die mediale Reihe.

Bei den beiden erwachsenen Exemplaren findet sich im vorderen Theil des Stirnbeins und im obersten Theil des Thränenbeins ein System von pneumatischen Höhlen. Die ziemlich kleinen Höhlen sind in einer sich schräg nach hinten und lateralwärts erstreckenden Reihe gelagert, und die hinterste Höhle (*8'* oder *11'*) breitet sich ungefähr bis zur Querebene durch das Foramen supraorbitale aus; sie stehen mit der Regio olfactoria durch ovale, 2—3 mm lange

Fig. 26.

Fig. 27.

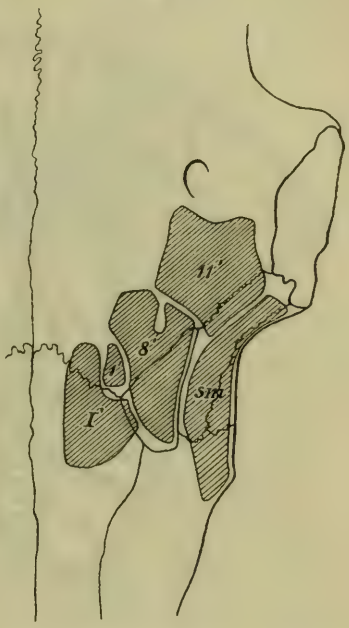


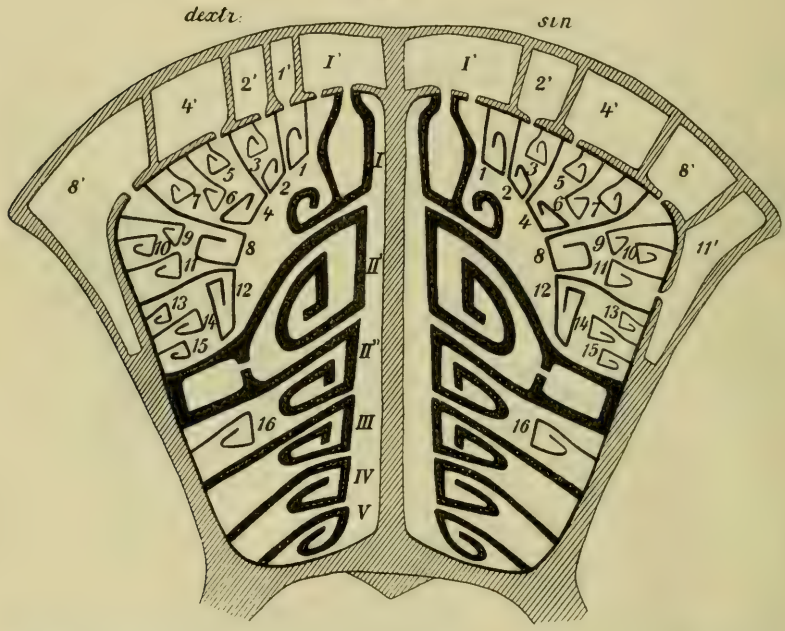
Fig. 26. *Rangifer tarandus* ♂. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Fig. 27. *Rangifer tarandus* ♂. Ein Theil der linken Hälfte des Kopfes von oben gesehen mit Umriss der pneumatischen Höhlen.

Öffnungen in Verbindung, deren Lage zwischen den Basallamellen der Ethmoturbinalien in den Textfig. 26 und 28 dargestellt ist. Die Systeme, die nur eine kleine Anzahl von Höhlen (fünf beim ♀, vier beim ♂) enthalten, zeigen recht bedeutende Variationen sowohl in Bezug auf die Zahl und die Nummern der Höhlen als auf die Ausbreitung der einzelnen Höhlen, und dies ist nicht nur bei einer Vergleichung von verschiedenen Individuen der Fall, sondern tritt auch in den beiden Hälften desselben Schädels auf (vgl. Textfig. 29). Die

Textfig. 27 und 29 illustriren in sehr charakteristischer Weise nicht nur die Verschiebung der Höhlen, welche durch eine Reduktion ihrer Zahl entsteht (vgl. die Ausbreitung der Höhle *8'* beim ♂, welche ungefähr der der Höhlen *2'* + *4'* beim ♀ entspricht), sondern auch die Reduktion, welcher eine Höhle unterworfen wird, wenn neue Nachbarhöhlen entwickelt werden (vgl. die Ausbreitung der Höhle *8'* in den beiden Hälften des Schädels beim ♀; in der linken Hälfte

Fig. 28.



Rangifer tarandus ♀. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

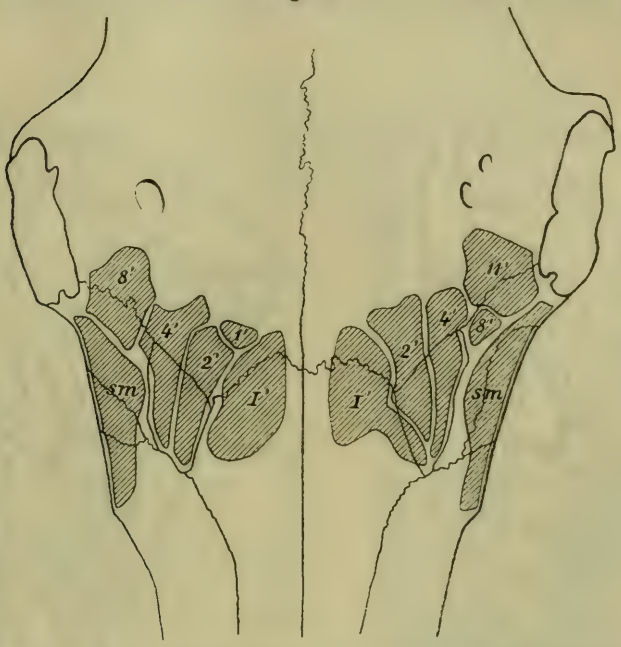
ist ihr Umfang durch die Entwicklung der Höhle *11'* bedeutend reducirt worden). Die im hintersten Theil des Nasenbeins und im vordersten Theil des Stirnbeins liegende Höhle *I'* breitet sich in den mittleren Theil des Nasoturbinale hinein aus.

Im Oberkiefer, im Thränen-, Joch- und Gaumenbein findet sich eine große Höhle (*sm* Textfig. 27 und 29), die in die Nasenhöhle am Vorderrande der Seitenplatte einmündet, in derselben Weise wie die des Edelhirsches.

Schon beim neugeborenen Rennthier ist das System vorhanden;

bei dem untersuchten Exemplar finden sich fünf Höhlen, die den Höhlen *I'*, *2'*, *4'*, *8'* und *11'* der erwachsenen entsprechen; ihr Um-

Fig. 29.



Rangifer tarandus ♀. Ein Theil des Schädels von oben gesehen mit Umriss der pneumatischen Höhlen.

fang ist noch sehr klein, während der pneumatische Raum im Oberkiefer schon eine recht bedeutende Größe erreicht hat.

Cervus capreolus.

Das Siebbein besitzt fünf Endoturbinalien mit sechs Riechwülsten, indem der zweite und dritte Riechwulst von einer gemeinsamen Basallamelle entspringen; diese Basallamelle ist pneumatisch, und die Höhle mündet in die Nasenhöhle ein mittels einer kleinen Öffnung, die an der obersten (lateralen) Fläche der Basallamelle liegt, gleich wie beim Kamel und Lama; bei zwei Rehen war diese Höhle sehr klein, indem die Basallamelle durch eine Ausstülpung von einer in den Schädelknochen liegenden Höhle (bei No. 4 der Tabelle von der Höhle *II'*, bei No. 6 von der Höhle *17'*, vgl. Textfig. 31) größtentheils pneumatisirt wurde. Die Riechwülste schließen sich bezüglich der Form und des gegenseitigen Größenverhältnisses einigermaßen

an die der übrigen Hirsche an; nur sei erwähnt, dass der zweite Riechwulst lange nicht die bedeutende Größe erreicht wie bei diesen, eben so wie er beim Reh durch einfache Einrollung, bei den übrigen Hirschen dagegen durch Hervorstülpung des vorderen Randtheiles der

Fig. 30.

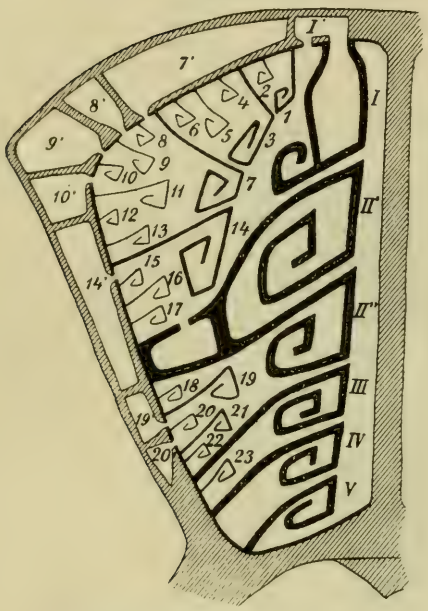


Fig. 31.

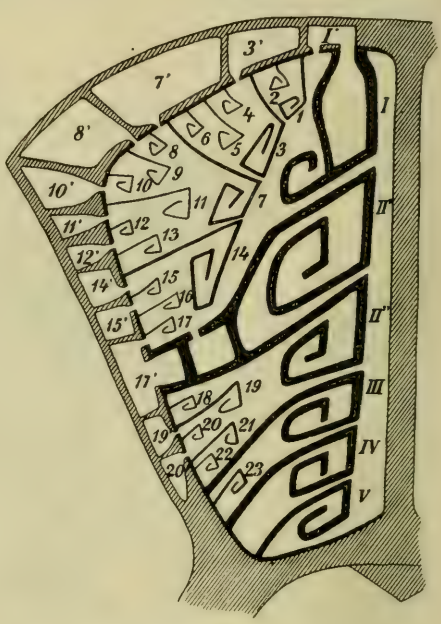


Fig. 30. *Cervus capreolus* (Nr. 3 der Tabelle pag. 221). Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Fig. 31. *Cervus capreolus* (Nr. 6 der Tabelle pag. 221). Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. Die Pneumatisation der Basallamelle des zweiten Endoturbinale wird theilweise durch die Höhle *17'* bewerkstelligt.

Basallamelle gebildet wird. Der sechste Riechwulst füllt eine seichte Nische in der Vorderfläche des Keilbeinkörpers aus. Es finden sich 23 Ektoturbinalien, über deren Lage vgl. Textfig. 30 und 31; 1., 3., 7., 14., 19., 21. und 23. Ektoturbinale bilden die mediale Reihe.

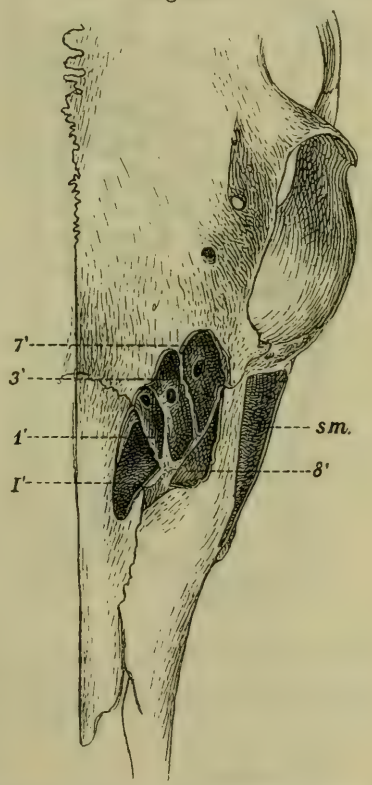
Von der Regio olfactoria wird ein System von pneumatischen Räumen entwickelt, die mit der Nasenhöhle durch kleine, runde, zwischen den Basallamellen liegende Öffnungen kommuniciren (vgl. Textfig. 30 bis 32). Die Pneumaticität des Schädels erreicht nur einen sehr kleinen Umfang; die in typischer Weise (in einer Reihe) gelagerten pneumatischen Höhlen sind alle langgestreckt und schmal, und

Tabelle über die in den Köpfen von acht Rehen gefundenen, neumatischen Räume, nach dem pag. 180 erwähnten Markensystem bezeichnet:

Nr. 1, ♀	*I'*	—	*3'*	—	*5'*	*7'*	*8'*	*9'*	—	*11'*	—	*14'*	*15'*	—	*17'*	—	*18'*	—	—	11	pneum. Räume
- 2, ♀	*I'*	—	*3'*	—	—	*7'*	—	*9'*	—	*11'*	—	*14'*	—	*16'*	—	—	*18'*	*19'*	—	9	- -
- 3, ♀	*I'*	—	—	—	—	*7'*	*8'*	*9'*	*10'*	—	—	*14'*	—	—	—	—	—	*19'*	*20'*	8	- -
- 4, ♀	*I'*	—	*3'*	—	—	*7'*	—	—	*10'*	*11'*	*12'*	*14'*	—	*16'*	—	*II'*	—	—	*20'*	10	- -
- 5, ♀	*I'*	*1'*	*3'*	—	—	*7'*	*8'*	*9'*	*10'*	—	—	*14'*	*15'*	—	—	—	*18'*	—	—	10	- -
- 6, ♂	*I'*	—	*3'*	—	—	*7'*	*8'*	—	*10'*	*11'*	*12'*	*14'*	*15'*	—	*17'*	—	—	*19'*	*20'*	12	- -
- 7, ♂	*I'*	—	*3'*	*4'*	—	*7'*	*8'*	*9'*	—	*11'*	—	*14'*	—	—	—	—	*18'*	—	—	9	- -
- 8, ♂	*I'*	—	*3'*	—	—	*7'*	—	*9'*	*10'*	*11'*	—	*14'*	—	—	—	*II'*	*18'*	—	—	9	- -

breiten sich im Stirnbeine kaum bis zur Querebene durch den inneren Augenwinkel aus, während sie in medialer Orbitalwand auf das Thränenbein und auf den vorderen Theil der Orbitalplatte des Stirnbeins beschränkt sind. Die Höhlen im Fornix breiten sich außerdem unter der Bindegewebsplatte hervor aus. Die Tabelle zeigt, dass die Systeme großen Variationen unterworfen sind sowohl rücksichtlich der Zahl der Höhlen (die von 8 [vgl. Textfig. 30] bis zu 12 [vgl. Textfig. 31] variirte) als ihrer Nummern, von denen nur die Höhlen *I'*, *3'*, *7'* und *14'* sich durch ihr häufiges Auftreten auszeichnen; den Umfang der einzelnen Höhlen betreffend finden sich auch große Schwankungen, die namentlich von der Zahl der Höhlen im Systeme abhängig sind, indem eine Reduktion der Zahl immer eine entsprechende Vergrößerung von einer oder höchstens von einem Paar Höhlen veranlasst (vgl. die Größe der Höhlen *7'* und *14'* in Textfig. 30 und 31);

Fig. 32.



Cervus capreolus ♀ (Nr. 5 der obigen Tabelle). Ein Theil der linken Hälfte des Kopfes, von oben gesehen. Die pneumatischen Räume (*I'*, *1'*, *3'*, *7'*, *8'*, *sm*) sind aufgemeißelt. Die Höhlen sind in einer Reihe angeordnet, die eine lateral von der anderen liegend, und in den Höhlen *1'*, *3'* und *7'* sieht man ihre kleinen, runden Öffnungen, die in die Nasenhöhle hineinführen.

die beiden Hälften jedes Kopfes zeichneten sich dagegen durch eine auffällige Regelmäßigkeit aus. Die Höhle *I'*, die im hinteren Theil des Nasenbeins und im allervordersten Theil des Stirnbeins liegt, verlängert sich in den mittleren Theil des Nasoturbinale hinein. Die Scheidewände zwischen den Höhlen verhalten sich wie die des Edelhirsches.

Über die im Oberkiefer, Thränen-, Joch- und Gaumenbein liegende Höhle und ihre Öffnung vgl. den Edelhirsch.

Fig. 33.

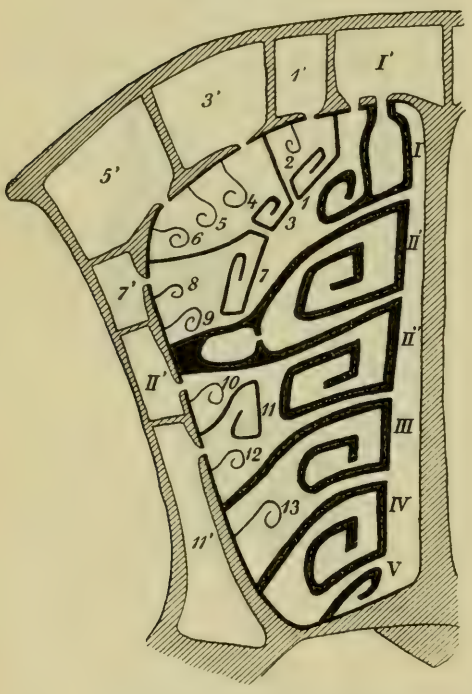


Fig. 34.

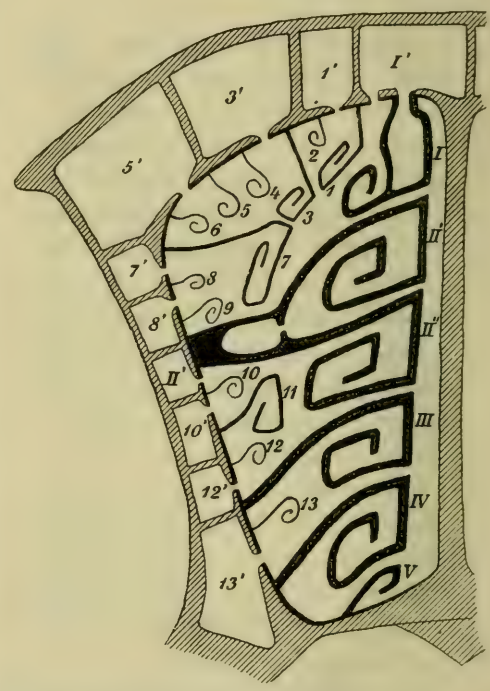


Fig. 33. *Schaf* (Nr. 13 der Tabelle pag. 223). Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Fig. 34. *Schaf* (Nr. 15 der Tabelle pag. 223). Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Ovis aries.

Die Grundlage der folgenden Darstellung bildet eine Untersuchung der Köpfe von 22 Schafen von verschiedenem Alter (vgl. die Tabelle).

Es finden sich fünf Endoturbinalien mit sechs Riechwülsten, zufolge der Spaltung der Basallamelle des zweiten Endoturbinale;

diese Basallamelle enthält einen kleinen pneumatischen Raum, der in die Nasenhöhle durch eine kleine, zwischen den beiden Blättern liegende Öffnung einmündet. Die Riechwülste sind alle ziemlich schmal, namentlich die drei obersten, und der zweite Riechwulst läuft vorn zugespitzt aus und bildet keinen großen, vorgestülpten Theil, wie man ihn bei den Wiederkäuern im Allgemeinen findet. Die Aushöhlung an der Vorderfläche des Körpers des Präsphenoids wird von dem fünften und dem außerordentlich kurzen und schmalen sechsten Riechwulste ausgefüllt. Der hinterste Theil des Nasoturbinale ist einfach eingerollt, während sein mittlerer Theil pneumatisch ist (s. unten und vgl. *I'* Taf. XI Fig. 11). Es finden sich 13 Ektoturbinalien, über deren Lage vgl. Taf. XI Fig. 7 und Textfig. 33 und 34; die mediale Reihe wird vom 1., 3., 7., 11. und 13. Ektoturbinale gebildet. Die Basallamellen der Ethmoturbinalien sind mit zahlreichen sekundären Blättern versehen.

Tabelle über die in den Köpfen von 22 Schafen gefundenen, pneumatischen Räume, nach dem pag. 180 erwähnten Markensysteme bezeichnet.

Nr. 1	Schaf, neugeboren	*I'*	*1'*	—	*3'*	*5'*	*7'*	*8'*	—	—	—	*11'*	—	—	7	pneum.	Höhlen
- 2	- ca. 1/4 Jahr alt	*I'*	*1'*	—	*3'*	*5'*	*7'*	*8'*	—	—	—	*11'*	—	*13'*	8	-	-
- 3	- - 1/2 - -	*I'*	*1'*	—	*3'*	*5'*	*7'*	—	—	*II'*	—	—	*12'*	*13'*	8	-	-
- 4	♂, - - - -	*I'*	*1'*	—	*3'*	*5'*	*7'*	—	—	—	*10'*	—	*12'*	*13'*	8	-	-
- 5	♀, - - - -	*I'*	*1'*	—	*3'*	*5'*	*7'*	*8'*	—	*II'*	—	—	*12'*	—	8	-	-
- 6	- - - - -	*I'*	*1'*	*2'*	*3'*	*5'*	*7'*	—	*9'*	*II'*	—	—	*12'*	—	9	-	-
- 7	- - - - -	*I'*	*1'* *1'a, l*	—	*3'*	*5'*	*7'*	—	—	—	*10'*	*11'*	—	*13'*	8 rechte 9 linke	- -	- -
- 8	- - - - -	*I'*	*1'*	—	*3'*	*5'*	*7'*	—	—	*II'*	—	—	*12'*	—	7	pneum.	-
- 9	- - 3/4 - -	*I'*	*1'*	—	*3'*	*5'*	*7'*	—	*9'*	*II'*	*10'*	*11'*	—	*13'*	10	-	-
- 10	- - - - -	*I'*	*1'* *1'a*	*2'*	*3'*	*5'*	*7'*	*8'*	—	—	*10'*	*11'*	—	*13'*	11	-	-
- 11	- - 1 - -	*I'*	*1'*	—	*3'*	*5'*	*7'*	—	—	*II'*	—	*11'*	*12'*	*13'*	9	-	-
- 12	- - 2 - -	*I'*	*1'*	—	*3'*	*5'*	*7'*	—	-	*II'*	*10'*	—	—	—	7	-	-
- 13	- alt	*I'*	*1'*	—	*3'*	*5'*	*7'*	—	—	*II'*	—	*11'*	—	—	7	-	-
- 14	- -	*I'*	*1'*	—	*3'*	*5'*	*7'*	—	—	*II'*	*10'*	—	*12'*	*13'*	9	-	-
- 15	- -	*I'*	*1'*	—	*3'*	*5'*	*7'*	*8'*	—	*II*	*10'*	—	*12'*	*13'*	10	-	-
- 16	- -	*I'*	*1'*	—	*3'*	*5'*	*7'*	*8'*	—	*II'*	—	—	*12'*	*13'*	9	-	-
- 17	♂, - -	*I'*	*1'*	*2'r*	*3'*	*5'*	*7'*	—	—	*II'*	—	—	*12'*	*13'*	9 rechte 8 linke	- -	- -
- 18	♂, -	*I'*	*1'*	—	*3'*	*5'*	*7'*	—	—	*II'*	—	—	*12'*	*13'*	8	pneum.	Höhlen
- 19	♀, -	*I'*	*1'*	—	*3'*	*5'*	*7'*	—	—	*II'*	*10'*	*11'*	—	*13'*	9	-	-
- 20	- -	*I'*	*1'*	—	*3'*	*5'*	*7'*	—	—	*II'*	—	—	*12'*	*13'*	8	-	-
- 21	Mähnenschaf, neugeb.	*I'*	—	—	*3'*	*5'*	*7'*	—	—	—	*10'*	*11'*	—	*13'*	7	-	-
- 22	- ca. 1/2 Jahr alt	*I'*	*1'*	—	*3'*	*5'*	*7'*	—	—	*II'*	—	—	—	*13'*	7	-	-

Die Buchstaben *r* und *l* bezeichnen pneumatische Räume, die nur in resp. rechter der linker Hälfte des Kopfes vorhanden waren (vgl. Nr. 7 und 17). Der Buchstabe *a* bezeichnet einen selbständigen pneumatischen Raum, d. h. im betreffenden Basallamell-Zwischenraum mündeten zwei pneumatische Räume ein (*1'* und *1'a* Nr. 7 und 10.)

Von der Regio olfactoria geht ein System von pneumatischen Räumen[1] hervor, deren kleine, abgerundete oder ovale Öffnungen (vgl. Taf. XII Fig. 12, rechte Hälfte) in den Zwischenräumen zwischen den Basallamellen liegen (vgl. Taf. XI Fig. 9—11 und Textfig. 33 und 34). Die Höhlen breiten sich im Fornix cranii und in medialer Orbitalwand aus, und ihre Ursprungstheile sind in typischer Weise angeordnet: im Fornix liegt die eine Höhle lateral von der anderen, in medialer Orbitalwand die eine unterhalb der anderen (vgl. Taf. XII Fig. 12 rechte Hälfte und Taf. XI Fig. 10), aber während der folgenden Ausbreitung der Höhlen in den Knochen schlängeln sie sich in sehr unregelmäßiger Weise zwischen einander, und die typische Lagerung geht dann verloren (vgl. Taf. XII Fig. 12, linke Hälfte). Die Systeme zeigen große Variationen. Die Zahl der Höhlen ist sehr verschieden bei den verschiedenen Individuen; 7—8 Höhlen kommen am häufigsten vor, aber die Zahl kann sich bis zu 11 vergrößern, und mitunter bieten die beiden Hälften eines Kopfes Variationen dar; beim ♂ No. 17 findet sich die Höhle *2'* nur in der rechten Hälfte, und beim ♀ No. 7 tritt in der linken Hälfte eine besondere, selbständige Höhle auf, deren Öffnung in dem Zwischenraume zwischen den Basallamellen des ersten und zweiten Ektoturbinale ca. 1 cm hinter der Öffnung der Höhle *1'* liegt; derselbe Fall findet sich in beiden Hälften des Kopfes von ♀ No. 10 (vgl. Zebu Textfig. 43). Nicht nur die Zahl sondern auch die Nummern der Höhlen bieten große Variationen dar, aber in besonderer Weise; der oberste Theil des Systems, die Höhlen *1'*, *1'*, *3'*, *5'* und *7'* enthaltend, zeichnet sich durch sein regelmäßiges Auftreten aus, und nur selten kommen hier neue Höhlen vor (vgl. Höhle *2'* bei No. 6, 10 und 17), während der untere, »orbitale« Theil dagegen einem lebhaften Variiren der Nummern unterworfen ist. Obgleich die Systeme beim Schafe eine recht große Anzahl von Höhlen enthalten, erreicht die Pneumaticität keinen bedeutenden Umfang; die Höhlen strecken sich im Fornix kaum bis zur Querebene durch das Kiefergelenk, und die »orbitalen« Höhlen sind auf die untere Hälfte der Orbitalplatte des Stirnbeins beschränkt. Im Stirn- und Thränenbein lagern die Höhlen *1'—5'*, von denen die Höhle *3'* die übrigen an

[1] Die Darstellungen über die pneumatischen Räume beim Schafe in den verschiedenen veterinär-anatomischen Handbüchern sind außerordentlich mangelhaft; die Verfasser kennen nur eine Stirn-, eine Kiefer- und eine Keilbeinhöhle, und die Lage der Öffnungen wird gar nicht erwähnt.

Größe bedeutend übertrifft[1]; davon abgesehen, dass kleine Variationen außerordentlich häufig vorkommen — eine vollständige Symmetrie findet sich nie — zeichnen sich die frontalen Höhlen durch ihre sehr konstante Ausbreitungsweise aus, und der in Textfig. 35 abgebildete Kopf zeigt diese Ausbreitung in ihrer typischen Form; große Variationen sind selten, und zwischen den untersuchten Köpfen liefert der in Textfig. 36 abgebildete das prägnanteste Beispiel dar. Die »orbitalen« Höhlen (*7′—13′*) sind in der Regel alle sehr klein und erreichen nur bei Reduktion ihrer Anzahl einen größeren Umfang (vgl. die Textfig. 33 und 34).

Fig. 35.

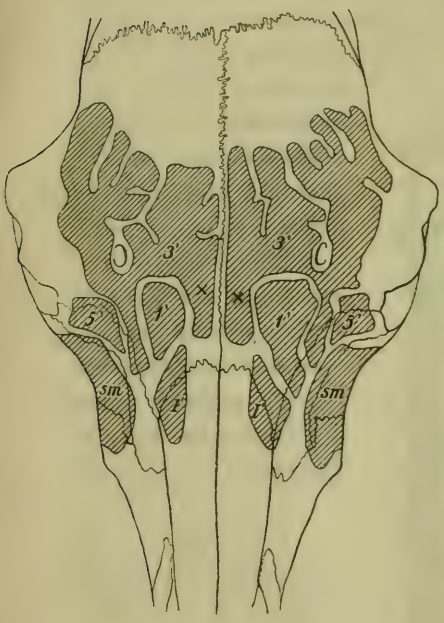


Fig. 36.

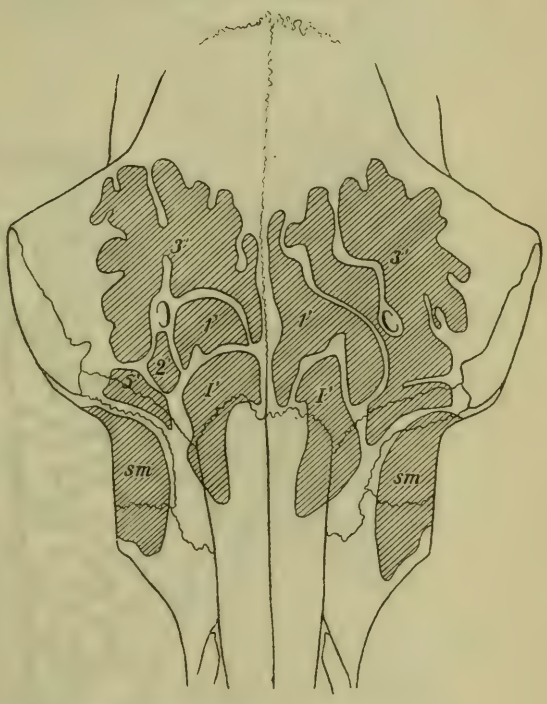


Fig. 35. Kopf eines *Schafes* (Nr. 16 der Tabelle pag. 223) von oben gesehen mit Umriss der pneumatischen Höhlen, die typische Form ihrer Ausbreitung im Fornix cranii darstellend (vgl. den Text). *sm* Sinus maxillaris.

Fig. 36. Kopf eines *Widders* (Nr. 17 der Tabelle pag. 223) von oben gesehen mit Umriss der pneumatischen Höhlen, ein Beispiel von der Variation ihrer Ausbreitung im Fornix cranii darstellend.

[1] Ich habe leider keinen mit Hörnern versehenen Widder zur Untersuchung gehabt, aber der Ausbreitung der Höhle *3′* zufolge wird der Hornzapfen sicherlich durch diese Höhle pneumatisirt.

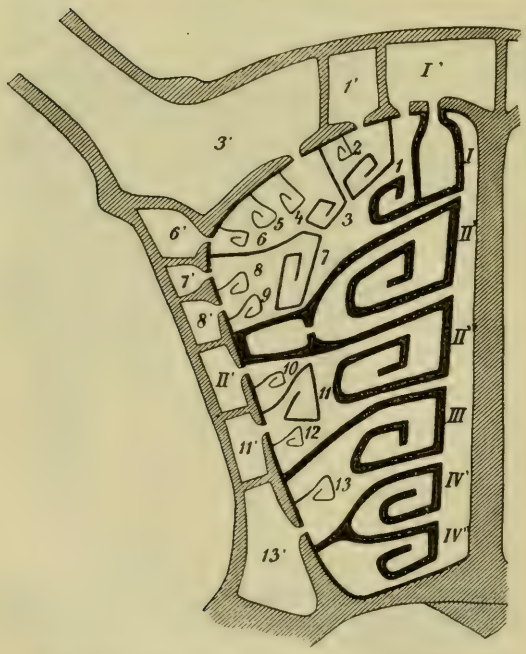
Die Höhle *I'* liegt im hintersten Theil des Nasenbeins und im vordersten Theil des Stirnbeins und verlängert sich in den mittleren Theil des Nasoturbinale hinein (vgl. Taf. XI Fig. 11).

Über die knöchernen und die schleimhautbekleideten Scheidewände zwischen den Höhlen vgl. die Hirsche.

Am vorderen Rande der Seitenplatte dicht unterhalb des Nasoturbinale findet sich eine schmale, ca. 1 cm lange Öffnung, die in eine große Höhle im Oberkiefer, im Thränen-, Joch- und Gaumenbein hineinführt; sie verhält sich im Wesentlichen wie die der Hirsche. Die Fußplatte des Maxilloturbinale bildet einen großen Theil von ihrer medialen Wand.

Die beiden untersuchten Mähnenschafe schließen sich an das Schaf in jeder Beziehung sehr eng an; beim halbjährigen breitet sich die Höhle *3'* in ähnlicher Weise wie beim Schafe im Stirnbein aus und verlängert sich außerdem in den Hornzapfen hinauf.

Fig. 37.



Capra hircus. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Beim neugeborenen Schaf ist das System schon vorhanden (vgl. die Tabelle); die Höhlen besitzen aber nur einen sehr kleinen Umfang.

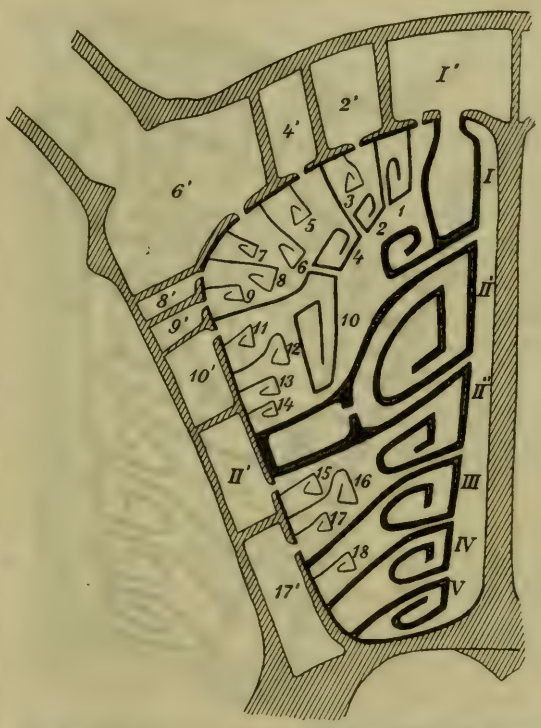
Capra hircus. ♀ sen.; ♂ ca. 2 Jahre alt; ♀ ca. 2 Monate alt.

Es finden sich vier Endoturbinalien mit sechs Riechwülsten, indem nicht allein die Basallamelle des zweiten, sondern auch die des vierten Endoturbinale sich in zwei Blätter spaltet, jedes einen Riechwulst bildend (vgl. Textfig. 37); in allen übrigen Verhältnissen schließt sich das Siebbein an das des Schafes sehr eng an.

Von der Regio olfactoria geht ein System von pneumatischen Höhlen hervor, deren Öffnungen in den Zwischenräumen der Basallamellen liegen. Die Höhlen sind in typischer Weise (in einer Reihe) angeordnet und umgeben die Ethmoidalregion von oben und von den Seiten her, indem ihr Ausbreitungsgebiet dem des Schafes sehr genau entspricht. Dem ♂ fehlte die Höhle *8'*, während im Übrigen die Systeme bei den drei untersuchten Exemplaren die in Textfigur 37 dargestellten pneumatischen Höhlen enthielten. Bei den beiden erwachsenen Ziegen liegen die Höhlen *I'—6'* im Fornix, und die Höhle *3'*, die sich in den Hornzapfen hinauf verlängert, zeichnet sich durch ihre bedeutende Größe aus. Die Höhle *I'* verlängert sich ins Nasoturbinale hinein.

Über die Höhle im Oberkiefer vergleiche das Schaf.

Fig. 38.



Kuh (Nr. 7 der Tabelle pag. 231). Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. Die mediale Reihe von den Ektoturbinalien enthält das 1., 2., 4., 10., 16. und 18. Ektoturbinale.

Bos taurus.

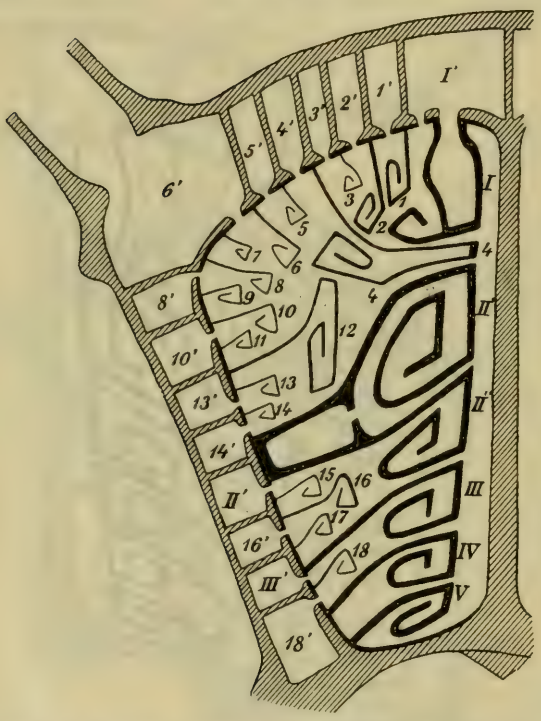
Die Köpfe von 22 Kühen von verschiedenem Alter sind untersucht worden und bilden die Grundlage der nachfolgenden Darstellung.

Es finden sich 5 Endoturbinalien mit 6 Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter spaltet (vgl. Taf. XIII Fig. 13); ihre Form anbelangend schließen sich die Riechwülste an den allgemeinen Wiederkäuer-Typus sehr eng an (vgl. das Kamel). Das Nasoturbinale ist pneumatisch (s. unten). Das

hintere abgerundete Ende des sechsten Riechwulstes füllt eine seichte Vertiefung in der Vorderfläche des Keilbeinkörpers aus. Die Basallamelle des zweiten Endoturbinale enthält eine kleine Höhle, die sich in die Nasenhöhle zwischen den beiden Blättern öffnet (vgl. Taf. XIII Fig. 15).

In sieben Köpfen von verschiedenem Alter (Nr. 3, 5, 6, 11, 17, 18 und 19 in der Tabelle) fanden sich sieben Riechwülste (vgl. Textfig. 39), indem die Basallamelle des vierten Ektoturbinale so breit geworden war, dass ein kleiner Theil ihrer Einrollung zwischen erstem und zweitem Endoturbinale auf dem Sagittalschnitt zum Vorschein kam; am Ursprunge von der Siebplatte in gewöhnlicher Weise von den Endoturbinalien bedeckt, nahm die Basallamelle allmählich an Breite zu und gelangte zuletzt in die Endoturbinal - Reihe hinein. Bei der Kuh Nr. 18 fand dieses Verhältnis nur in der rechten Hälfte des Kopfes statt.

Fig. 39.



Kuh (Nr. 18 der Tabelle pag. 231). Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. Es finden sich sieben Riechwülste, indem das vierte Ektoturbinale in die Endoturbinalien-Reihe hineinsteckt. Die mediale Reihe von den Ektoturbinalien enthält das 1., 2., 4., 12., 16. und 18. Ektoturbinale.

Es finden sich 18 Ektoturbinalien, in der in der Textfig. 38 und 39 dargestellten Weise gelagert; sie sind in zwei Reihen, in einer medialen und einer lateralen angeordnet, aber diese Ordnung tritt in zwei Formen hervor; bei den meisten Köpfen (18 Exemplaren) wird die mediale Reihe vom 1., 2., 4., 10., 16. und 18. Ektoturbinale gebildet (vgl. Taf. XIII Fig. 13 und Textfig. 38), während diese

Reihe bei 4 Exemplaren (Nr. 2, 18, 19 und 20 der Tabelle) statt des zehnten Ektoturbinale das zwölfte enthält (vgl. Textfig. 39).

Die Ethmoturbinalien zeichnen sich durch zahlreiche sekundäre Faltungen aus, und die in der Taf. XIII abgebildete Schnittreihe illustrirt u. A. das Verhalten, dass ein ursprünglich sekundäres Blatt nach und nach von der Basallamelle auf die Seitenplatte übergeht, um dann mit dem Charakter eines scheinbar selbständigen Ethmoturbinale aufzutreten (vgl. *16*× in Taf. XIII Fig. 13 und 14).

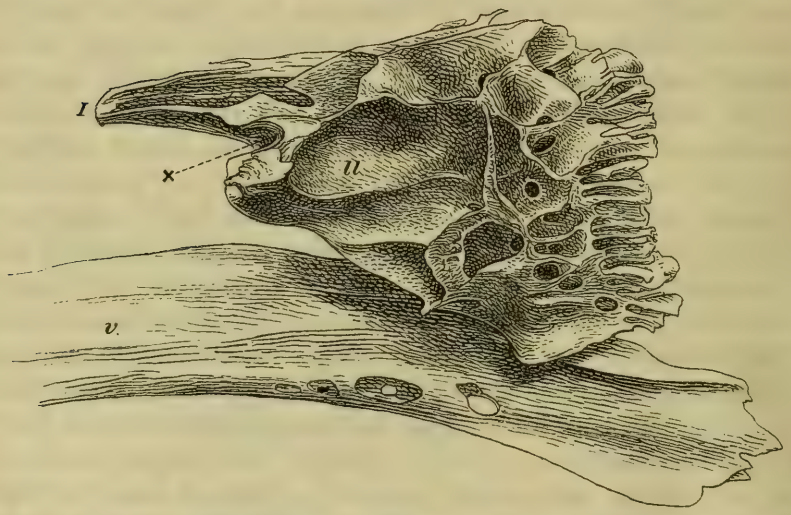
Die Pneumaticität erreicht bekanntlich eine enorme Ausbreitung; dem Vomer, Intermaxillare, Pterygoideum und Maxilloturbinale fehlen die pneumatischen Höhlen, während solche in allen übrigen Schädelknochen vorhanden sind; die im Fornix cranii liegenden Höhlen erreichen den größten Umfang, und von ihnen gehen Verlängerungen hervor, die sich in den Hornzapfen hinauf erstrecken.

Von der Regio olfactoria geht ein System von pneumatischen Räumen[1] hervor, die mit der Nasenhöhle durch kleine, abgerundete, in den Zwischenräumen der Basallamellen liegende Öffnungen kommuniciren (vgl. Taf. XIII Fig. 13—16 und Textfig. 40); ihr Diameter variirt von 1 bis 5 mm. Die Systeme, die schon beim neugeborenen Kalb vorhanden sind (vgl. die Tabelle), zeichnen sich durch die außerordentlich große Zahl der Höhlen aus; es ist, als ob die Wände der Regio olfactoria die Neigung haben, sich zwischen allen Ethmoturbinalien auszustülpen, aber ein solches, vollständiges System findet sich nie in einem Kopfe entwickelt, während man im Ganzen (vgl. die Tabelle) Ausstülpungen von allen Zwischenräumen bis zum vierten Endoturbinale hinab finden kann. Außerdem findet man recht häufig (vgl. Nr. 5, 8, 10, 11, 13, 16, 17, und 21 der Tabelle und Zebu Textfig. 43, die Höhlen *1'* und *1'a*) Ausstülpungen von zwei oder drei Punkten eines Zwischenraumes hervorgehend, und in einem solchen Zwischenraume liegen dann zwei oder drei Öffnungen in einer Reihe gelagert, die eine hinter der anderen und von einander $^1/_2$—1 cm entfernt, jede in einen selbständigen pneumatischen Raum

[1] Die Darstellungen über die pneumatischen Räume des Ochsen in den veterinär-anatomischen Handbüchern sind außerordentlich fehlerhaft. Sussdorf (8, pag. 267) erwähnt eine Kieferhöhle, eine Gaumenhöhle (d. h. eine Verlängerung, welche die Kieferhöhle in das Gaumenbein hineinsendet), eine Keilbeinhöhle und drei Stirnhöhlen; Girard (9, Tome II pag. 113) hat fünf selbständige, pneumatische Räume im Fornix und medialer Orbitalwand gefunden, aber keiner von diesen beiden Verfassern geben die Lage der Öffnungen an. Die übrigen Verfasser erwähnen nur eine Stirn-, eine Kiefer- und eine Keilbeinhöhle.

hineinführend; mitunter findet sich dieses Verhalten nur in der einen Hälfte des Kopfes (vgl. Nr. 5, 8 und 21 der Tabelle und Taf. XIV Fig. 18). Bezüglich der Zahl und der Nummern der Höhlen treten die Systeme mit sehr großen Variationen auf, die häufig in den beiden Hälften des Schädels gefunden werden; die Zahl der Höhlen wechselt von 9 (Nr. 7, rechte Hälfte) bis 17 (Nr. 21, rechte Hälfte), und die Nummern betreffend zeichnen sich nur die Höhlen *I'*, *2'*,

Fig. 40.



Das Siebbein und der mit ihm zusammengewachsene Vomer (*v*) eines halbjährigen *Kalbes*, von der linken Seite gesehen. *ll* die Seitenplatte, welche größtentheils das Siebbein von der Seite her abschließt; nur hinten kommen die Basallamellen und ihre Einrollungen in einem schmalen Streifen zum Vorschein, werden aber in situ von der Orbitalplatte des Stirnbeins bedeckt. Im hinteren Theil der Seitenplatte findet sich eine Reihe von kleinen, runden Löchern, den Öffnungen der pneumatischen Räume; die Seitenplatte bildet den Boden dieser Räume, und schmale Kämme heben sich als Scheidewände hervor, während der Rest von den Räumen und Scheidewänden von den umherliegenden Knochen (dem Stirn-, Thränen- und Gaumenbein) gebildet wird. Bei × findet sich der bogenförmige Einschnitt im Vorderrande der Seitenplatte, dicht unterhalb des Nasoturbinale (*I*), welcher die hintere Begrenzung der Öffnung des Sinus maxillaris bildet.

4', *6'* und *II'* durch ihr konstantes Vorkommen aus (die Höhlen *4'* und *II'* fehlen nur dem neugeborenen Kalb).

Die in typischer Weise (in einer Reihe) gelagerten Ursprungstheile der Höhlen (vgl. Taf. XIII Fig. 14) umgeben die Ethmoidalregion von allen Seiten her, indem die untersten Höhlen sich in die Basis cranii hinein verlängern. Während der weiteren Ausbreitung in den Knochen hört diese regelmäßige Lage auf, und die Höhlen schieben sich zwischen einander in sehr unregelmäßiger Weise; diese

Tabelle über die in den Köpfen von 22 Kühen gefundenen pneumatischen Höhlen, nach dem pag. 180 erwähnten Markensysteme bezeichnet. Die Buchstaben *r* und *l* geben pneumatische Räume an, die nur in resp. rechter oder linker Hälfte des Kopfes vorhanden sind. Die Buchstaben *a* und *b* bezeichnen selbständige pneumatische Räume.

Nr.																							
1	Kuh, neugeboren	*I'*	—	2'	3'	4'	—	6'	7'	8'	—	10'	—	—	—	14'	—	15'	—	17'	—	—	11 pneum. Höhlen
2	- -	*I'*	—	2'	—	—	5'	6'	—	8'	—	—	—	12'	—	—	II'	15'	16'	17'	—	—	10 - -
3	- ½ Jahr alt	*I'*	1'	2'	3'	4'	—	6'	7'	8'	—	—	11'	—	—	14'	II'	—	—	17'	—	—	12 - -
4	- 2 - -	*I'*	1'	2'	3'	4'	—	6'	7'	8'	—	10'	—	12'	—	—	II'	15'	—	17'	III'	—	14 - -
5	- 3 - -	*I'*	—	2' / 2'a r, 2'b r	3'	4' / 4'a l	—	6'	—	8'	9'	10'	11'	—	13'	—	II'	15'	16'	—	III'	—	16 rechte - - / 15 linke - -
6	- 3 - -	*I'*	—	2'	3'	4'	—	6'	—	8'	9'	10'	11'	12'	—	—	II'	—	—	17'	III'	18'	14 pneum. Höhlen
7	-	*I'*	—	2'	—	4'	—	6'	—	8'	9'	10'	11' l	—	13' l	—	II'	—	—	17'	—	—	9 rechte - - / 11 linke - -
8	-	*I'*	1'	2' / 2'a r	—	4'	—	6'	—	8'	—	10'	11'	—	—	14'	II'	15'	—	17'	III'	18'	15 rechte - - / 14 linke - -
9	-	*I'*	—	2'	—	4'	—	6'	7'	—	9'	—	11'	12'	—	—	II'	—	—	17'	—	—	10 pneum. Höhlen
10	-	*I'*	1'	2' / 2'a	—	4'	—	6'	7'	8'	—	10'	11'	—	13' l	—	II'	15'	16' r	17'	—	—	14 - -
11	-	*I'*	1'	2'	—	4' / 4'a	—	6'	—	8'	9'	—	11'	12'	—	—	II' / II'a	15'	—	17'	III'	18'	16 - -
12	-	*I'*	1'	2'	3'	4'	—	6'	7'	8'	—	10'	11'	12'	—	—	II'	15'	—	17'	—	—	14 - -
13	-	*I'*	1'	2' / 2'a	3'	4' r	5' l	6' / 6'a	—	8'	9' l	10'	—	12'	—	14'	II'	—	—	17'	—	—	14 rechte - - / 15 linke - -
14	- alt	*I'*	1'	2'	3'	4'	—	6'	7'	—	9'	—	11'	—	13'	—	II'	—	—	17'	—	—	12 pneum. Höhlen
15	- -	*I'*	1'	2'	3'	4'	—	6'	—	8'	9'	10'	11'	—	—	—	II'	—	—	17'	—	18'	13 - -
16	- -	*I'*	1'	2'	3'	4' / 4'a	—	6'	7'	—	9'	—	11'	12'	—	—	II'	15'	—	17'	III'	18' / 18'a	17 - -
17	- -	*I'*	1' / 1'a	2'	3' / 3'a, 3'b	4'	—	6'	—	8'	9'	10'	—	12'	13'	—	II'	—	—	17'	—	—	16 - -
18	- -	*I'*	1'	2'	3'	4'	5'	6'	—	8'	—	10'	—	—	13'	14'	II'	—	16'	—	III'	18'	15 - -
19	- -	*I'*	—	2'	—	4'	—	6'	—	8'	—	10'	—	12'	13'	14'	II'	15'	—	17'	—	—	12 - -
20	- -	*I'*	1'	2'	3'	4'	—	6'	—	8'	—	10'	—	12'	—	14'	II'	—	16'	17'	—	—	13 - -
21	- -	*I'*	1'	2' / 2'a r	3'	4'	5'	6'	7' r	8'	—	10'	11'	12'	—	—	II'	15'	16'	17'	—	—	17 rechte - - / 15 linke - -
22	- -	*I'*	1'	2'	3'	4'	—	6'	—	8'	—	—	11'	—	13'	—	II'	15'	—	17'	III'	18'	14 pneum. -

Entfaltung der Höhlen ist vielen und außerordentlich häufig auftretenden Variationen unterworfen, die in den Fällen, in welchen die Zahl der Höhlen reducirt worden ist, allerdings den bedeutendsten Umfang erreichen, aber auch in den mit wohl entwickelten Systemen versehenen Köpfen vorkommen; besonders werden wir die Form von Reduktion erwähnen, wo eine Höhle durch außergewöhnlich starke Ausbreitung der Nachbarhöhlen sehr verkleinert worden ist und nur eine ganz kleine Tasche bildet, die die Oberfläche des Schädels nicht mehr erreicht, indem sie von den Nachbarhöhlen überlagert wird (vgl. Höhle *3'* Taf. XIII Fig. 13 und Höhle *6'* Textfig. 41). Die mehr konstanten Verhältnisse der Ausbreitung der Höhlen betreffend werden wir noch Folgendes erwähnen: Im Fornix liegen die Höhlen *1'—6'*; *1'—5'* sind kleine Höhlen, die sich im hintersten Theil des Nasenbeins und im vordersten Theil des Stirnbeins ausbreiten, sich im letztgenannten Knochen ungefähr bis zu einer Querebene durch die obere Mündung des Canalis supraorbitalis erstreckend; der schmale und niedrige Anfangstheil der Höhle *6'* (vgl. Taf. XIII Fig. 13 und 14) wird von diesen Höhlen überlagert, aber hinter ihnen breitet sie sich zu einem ansehnlichen Raum aus, welcher sich durch das Stirnbein ins Scheitel- und Hinterhauptsbein bis ungefähr zum oberen Rande des Foramen magnum fortsetzt und den Hornzapfen pneumatisirt; die Höhle *6'* besteht aus einem großen Hauptraum, der in einem Bogen über dem Cavum cerebri nach hinten und unten verläuft und nach allen Seiten hin unregelmäßige Ausbuchtungen aussendet. Nur in zwei Fällen (bei Nr. 13 in der rechten und bei Nr. 21 in der linken Hälfte des Kopfes, vgl. Taf. XIV Fig. 18) war die Höhle *4'* an die Stelle der Höhle *6'* getreten und hatte die letztgenannte, die sehr klein war, in die mediale Orbitalwand hinab verdrängt (vgl. Taf. XIV Fig. 19 und Textfig. 43). Die Höhle *1'* breitet sich ins Nasoturbinale ein (vgl. Taf. XIII Fig. 17). Die Höhlen *7'—17'* breiten sich in der Orbitalplatte des Stirnbeins, im obersten Theil des Gaumenbeins und im vorderen Theil der Ala parva des Präsphenoids aus und bilden in der Regel eine Reihe von ganz kleinen Höhlen (vgl. Taf. XIV Fig. 19). Die untersten Höhlen (*17'* oder *III'—18'*) breiten sich in die Körper des Prä- und Basisphenoids hinein aus.

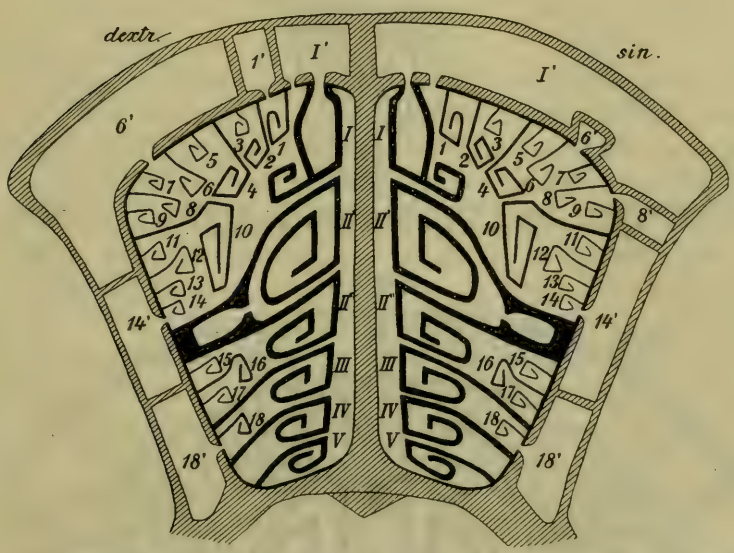
Die mit Schleimhaut überzogenen Scheidewände zwischen den pneumatischen Räumen waren immer vollständig; es fanden sich nie Defekte, während solche in den knöchernen Scheidewänden sehr häufig gefunden wurden.

Im vorderen Rande der Seitenplatte dicht unterhalb des Nasoturbinale findet sich ein bogenförmiger Einschnitt, der den hinteren Umfang einer Öffnung bildet (vgl. Textfig. 40× und Taf. XIV. Fig. 20×), die in eine große und unregelmäßige Höhle im Oberkiefer, Thränen-, Joch- und Gaumenbein und in der Orbitalplatte des Stirnbeins hineinführt (vgl. Taf. XIV Fig. 18 und 19 *sm*).

Bos indicus, neugeboren, 2 Exemplare.

Das Siebbein und die pneumatischen Räume verhalten sich vollständig wie die des Ochsen, und der Umfang der Pneumaticität entspricht genau dem des neugeborenen Kalbes; wenn trotzdem die beiden Zebu-Köpfe speciell erwähnt werden, geschieht es, weil sie das Variiren der Systeme in schönster Weise illustriren.

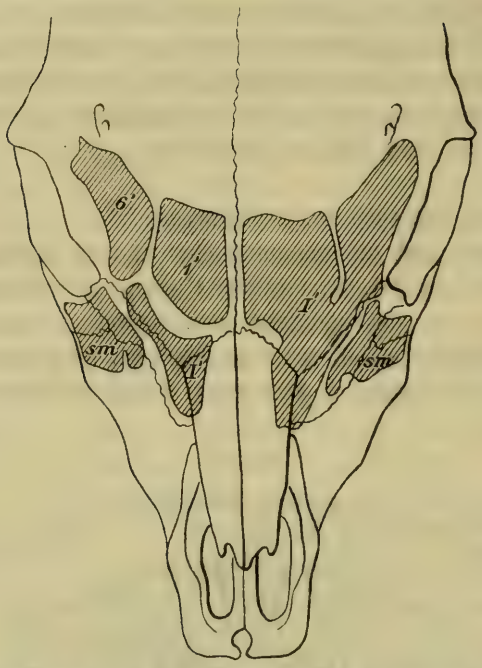
Fig. 41.



Bos indicus neonat. Nr. 1. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

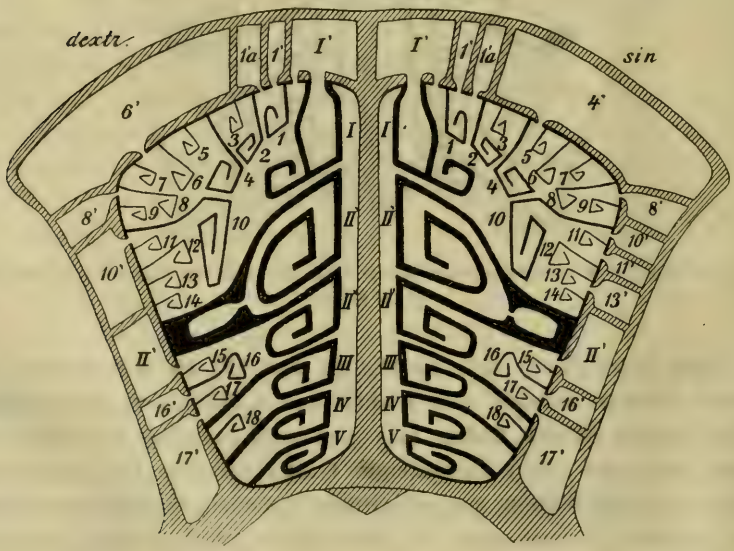
Beim Zebu Nr. 1 (vgl. Textfig. 41 und 42) ist das System bedeutend reducirt worden und enthält nur 5 Höhlen in jeder Hälfte. In der rechten Hälfte finden sich nur zwei »orbitale« Höhlen, von denen jede eine recht bedeutende Größe erreicht hat; im Fornix finden sich drei Höhlen, und die Höhle *6'* zeichnet sich schon durch ihren großen Umfang aus. In der linken Hälfte liegen nur zwei

Fig. 42.



Bos indicus neonat. Nr. 1. Der Kopf von oben gesehen, mit Umriss der pneumatischen Höhlen (vgl. den Text). *sm* Sinus maxillaris.

Fig. 43.



Bos indicus neonat. Nr. 2. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Höhlen im Fornix; die Höhle *6'* ist sehr stark verkleinert worden und bildet nur eine kleine Tasche, die vollständig von der Höhle *1'* überlagert wird; diese Höhle besitzt eine mächtige Ausbreitung und nimmt einen Raum ein, der dem entspricht, welcher in der rechten Hälfte den Höhlen *1'+1'+6'* zukommt; in der linken Hälfte finden sich drei »orbitale« Höhlen, aber die Höhle *8'* ist nur sehr klein.

Beim Zebu Nr. 2 (vgl. Textfig. 43) finden sich 11 Höhlen in der linken und 9 Höhlen in der rechten Hälfte, indem der letztgenannten Hälfte die »orbitalen« Höhlen *11'* und *13'* fehlen. Von dem Zwischenraum zwischen den Basallamellen des ersten und zweiten Ektoturbinale entspringen zwei Höhlen, *1'* und *1'a*, und die Öffnung der Höhle *1'a* liegt ca. $^1/_2$ cm hinter der der Höhle *1'*. In der linken Hälfte fehlt die Höhle *6'*, und die Höhle *4'* hat ihren Platz eingenommen (vgl. die Verhältnisse bei den Kühen Nr. 13 und 21; pag. 232).

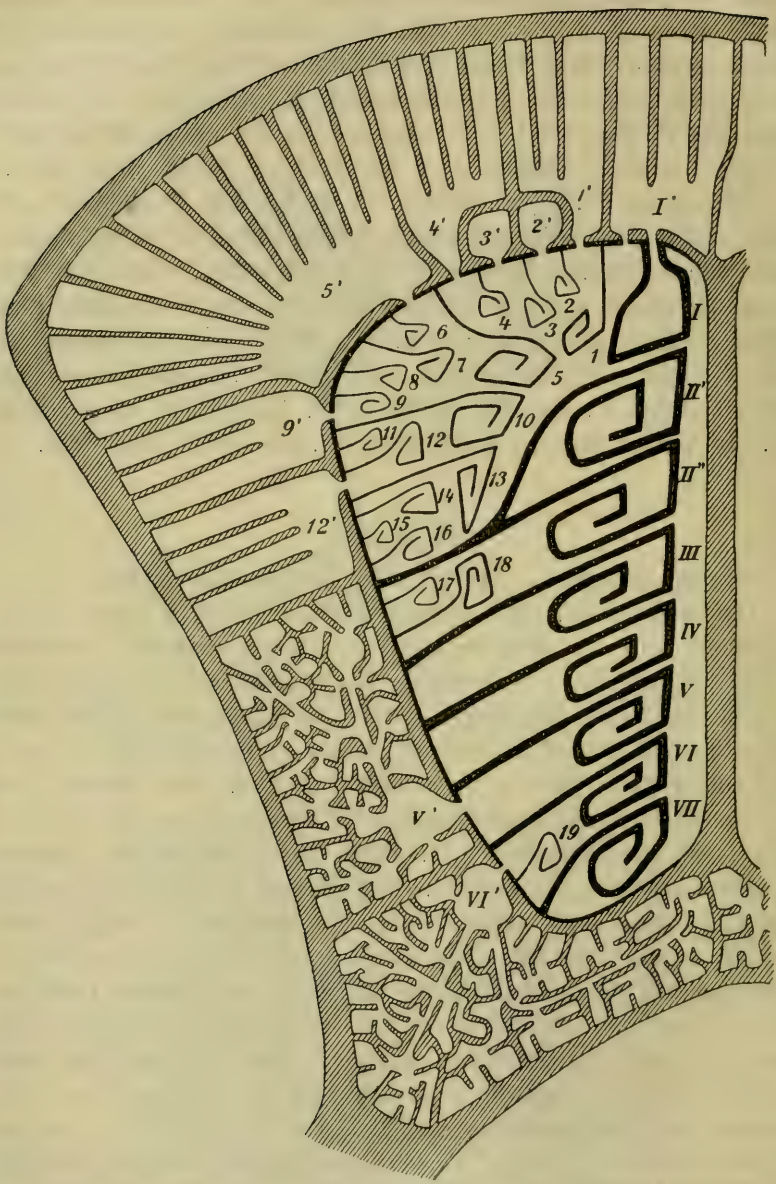
Proboscidea.

Elephas africanus. Schädel eines jüngeren Exemplars[1].

Die sehr breite, nach vorn gewölbte Siebplatte liegt beinahe horizontal, und die Basallamellen der Ethmoturbinalien erstrecken sich als eine Reihe von frontal gelagerten Ebenen (die eine hinter der anderen) in die Nasenhöhle hinab. Es finden sich sieben Endoturbinalien mit acht Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter spaltet. Der hintere Theil vom Nasoturbinale ist einfach eingerollt, während der größere vordere Theil pneumatisch ist (s. unten) und einen hohen, kurzen, schwach gewölbten Wall bildet. Die übrigen Riechwülste sind alle kurz und schmal und nehmen nach der Nummer an Länge bedeutend ab, so dass der achte einen sehr kurzen und niedrigen Kamm bildet; zweiter bis sechster Riechwulst sind mit sekundären Faltungen versehen; der siebente und achte Riechwulst füllen eine recht tiefe Aushöhlung im Körper des Präsphenoids vollständig aus. Es finden sich 19 Ektoturbinalien, in der in Textfig. 44 dargestellten Weise gelagert; die mediale Reihe wird von dem 1., 5., 10., 13., 18. und 19. Ektoturbinale gebildet. Die Ethmoturbinalien zeichnen sich alle durch zahlreiche, sekundäre Faltungen aus. Maxilloturbinale fehlt.

[1] Die Nasenbeine, der vordere Theil des Stirnbeins und der obere Theil des Zwischenkiefers fehlten dem untersuchten Schädel, und die Ausbreitung der pneumatischen Höhlen in diesen Theilen konnte daher nicht bestimmt werden.

Fig. 44.



Elephas africanus. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Der Schädel des Elefanten zeichnet sich bekanntlich durch die kolossale Größe und Ausbreitung der pneumatischen Räume aus, welche in dem vorliegenden Schädel nur dem Jochbein fehlen.

Von der Regio olfactoria geht ein System von pneumatischen Räumen hervor, dessen kleine, ovale, $^1/_2$—1 cm lange Öffnungen in den Zwischenräumen der Basallamellen liegen (vgl. Textfig. 44). Die Entfaltung der Höhlen beim Elefanten tritt mit mehreren Eigenthümlichkeiten auf und besitzt außerdem einen besonderen Charakter in den verschiedenen Theilen des Schädels. Die basalen (*V'* und *VI'*, Textfig. 44) und die maxillaren Höhlen zeigen folgende Verhältnisse: jede deren Öffnungen führt in einen kleinen Raum hinein, von dessen Wandungen mehrere schmale Gänge ausstrahlen, die sich in allen Richtungen winden und zwischen einander in der unregelmäßigsten Weise laufen, indem sie nach allen Seiten hin Ausbuchtungen hervorsenden; hier und da erweitern sich die Gänge und bilden kleine Räume, von deren Wandungen neue Gänge hervorsprossen; eine solche Höhle bildet ein außerordentlich komplicirtes Labyrinth, aber jeder Gang mit seinen Ausbuchtungen ist von den übrigen vollständig isolirt. Im Fornix cranii falten sich die Höhlen in ganz anderer Weise aus: jede Öffnung führt in einen Raum hinein, von dessen Decke zahlreiche, hohe und schmale Verlängerungen[1] fächerförmig nach oben ausstrahlen, dicht beisammen liegend; dadurch entsteht das sehr charakteristische Bild, welches der aufgemeißelte Schädel darbietet: am ganzen Fornix sieht man eine kolossale Menge von kleinen, eckigen, schmalen aber tiefen Räumen, von einander durch sehr dünne Knochenblätter geschieden; das Ganze bietet eine gewisse Ähnlichkeit mit einer enormen Bienenwabe dar, nur dass die Räume des Elefantenschädels nicht die regelmäßige Form wie die der Bienenwabe besitzen; in der Tiefe mündet eine Partie von diesen Räumen in die gemeinsame Höhle ein.

Scheinbar fehlt im Fornix die Scheidewand zwischen den Höhlen der beiden Hälften des Schädels; es findet sich jedenfalls nicht wie bei den Säugern im Allgemeinen ein mediales dickeres Septum zwischen ihnen; die Höhlen der beiden Hälften sind dennoch von einander vollständig getrennt, aber die schmalen, langgestreckten Verlängerungen schieben sich von beiden Seiten her über die Mittellinie in unregelmäßigster Weise zwischen einander ein.

Die speciellen Verhältnisse betreffend werden wir noch Folgendes erwähnen: die Höhlen *I'*—*5'* liegen im Fornix. Die Höhlen *I'*, *1'* und *4'* breiten sich im vorderen Theil des Stirnbeins aus und bil-

[1] Die Höhe dieser Verlängerungen betrug im untersuchten Schädel circa 9 cm.

den kleine Höhlen, die mit den oben besprochenen Verlängerungen versehen sind; die Höhle *I'* breitet sich in den vorderen Theil des Nasoturbinale ein; die Höhlen *2'* und *3'* sind stark reducirt worden und bilden nur ein Paar kleine Taschen, welche die Oberfläche des Schädels nicht erreichen, indem sie von den Nachbarhöhlen ganz überlagert werden. Hinter diesen Höhlen faltet sich die Höhle *5'* zu einem kolossalen Raum aus; sie besteht aus einem langen und hohen Hauptgang, der in einem großen Bogen über die Decke des Cavum cerebri durch das Stirn- und Scheitelbein nach hinten und unten ins Hinterhauptsbein verläuft und vom letzterwähnten Knochen sich vorwärts in das Schläfenbein hinein verlängert; während des Verlaufes sendet der Hauptgang sowohl medialwärts als lateralwärts (im Schläfenbein nach oben und unten) zahlreiche Quergänge aus, und von der Decke aller dieser Gänge strahlen eine enorme Zahl von Verlängerungen fächerförmig hervor; außerdem sendet die Höhle Ausstülpungen ins Basisphenoid und in den hinteren Theil des Oberkiefers und des Gaumenbeins hinein. Beim Übergange von dem einen Knochen zum anderen durchbricht nur der Hauptgang die Suturen; jeder Knochen besitzt seine besondere Gruppe von Verlängerungen, und die Suturflächen bilden eine Art von Scheidewänden zwischen diesen Gruppen. Die Höhlen *9'* und *12'* bilden ein Paar kleine Höhlen in der Orbitalplatte des Stirnbeins, während die großen und unregelmäßigen Höhlen *V'* und *VI'* sich in den Körpern des Prä- und Basisphenoids und des Hinterhauptsbeins ausbreiten.

Am vorderen Rande der Seitenplatte dicht unterhalb des Nasoturbinale findet sich eine abgerundete Öffnung, die in eine sehr große und außerordentlich unregelmäßige Höhle im Oberkiefer und Zwischenkiefer hineinführt.

Ganz nach vorn an der lateralen Nasenhöhlenwand (Maxilla sup.) dicht am Boden der Nasenhöhle findet sich eine schmale, ca. 3 cm lange Öffnung, die den Eingang einer kleinen, sehr unregelmäßigen Höhle, im vorderen Theil des Oberkiefers unterhalb der vorhergehenden Höhle liegend, bildet.

Das Siebbein der Ungulaten besitzt einen sehr komplicirten Bau und zeichnet sich durch die bedeutende Anzahl von Ethmoturbinalien aus, von welchen die Ektoturbinalien in der Regel die größte Menge bilden; der Übersicht halber führen wir hier eine Tabelle auf, welche die Zahl der Endoturbinalien, die der Riechwülste

und die der Ektoturbinalien sammt der Zusammensetzung der medialen und lateralen Ektoturbinalreihe angiebt:

	Zahl der Endoturbinalien	Zahl der Riechwülste	Zahl der Ektoturbinalien	Die mediale Reihe der Ektoturbinalien enthält
Tapirus americanus .	7	8	12	1., 4., 7., 9., 11., 12.
Rhinoceros sondaicus	6	8	20	1., 5., 10., 14., 18., 20.
Pferd	6	6	31	1., 2., 5., 9., 17., 20., 22. 25., 27., 29., 31.
Schwein	7	8	20	1., 4., 8., 12., 18., 20.
Dicotyles labiatus .	8	8	9	1., 3., 6., 9.
Kamel	5	6	13	1., 3., 7., 10., 12.
Lama	5	6	12	1., 3., 7., 10., 12.
Tragulus javanicus .	5	6	7	1., 2., 4., 5., 6., 7.
Cervus elaphus . . .	5	6	20	1., 3., 7., 13., 19.
- dama	5	6	20	1., 2., 4., 8., 12., 19.
- porcinus . .	5	6	19	1., 4., 8., 13., 18.
- virginianus .	5	6	13	1., 2., 4., 8., 10., 13.
Rangifer tarandus .	5	6	16	1., 2., 4., 8., 12., 16.
Cervus capreolus . .	5	6	23	1., 3., 7., 14., 19., 21., 23.
Schaf	5	6	13	1., 3., 7., 11., 13.
Ziege	4	6	13	1., 3., 7., 11., 13.
Rind.	5	6	18	1., 2., 4., 10., 16., 18. oder 1., 2., 4., 12., 16., 18.
Zebu.	5	6	18	1., 2., 4., 10., 16., 18.

Die Endoturbinalien betreffend tritt das Siebbein der Ungulaten mit zwei wohl ausgeprägten Formen auf: die eine findet man bei den Wiederkäuern — die andere bei der Schweinegruppe und bei den Perissodaktylen.

Bei den Wiederkäuern ist das Siebbein durch fünf Endoturbinalien mit sechs Riechwülsten charakterisirt, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter spaltet, von denen jedes einen Riechwulst bildet; nur bei der Ziege ist die Zahl der Endoturbinalien auf vier reducirt worden (die Zahl der Riechwülste ist unverändert sechs), indem die Basallamellen des vierten und fünften Endoturbinale der übrigen Wiederkäuer am Ursprunge von der Siebplatte mit einander verschmolzen sind.

Bei einer recht bedeutenden Anzahl der untersuchten Köpfe der Rinder fanden sich sieben Riechwülste, indem die Basallamelle des vierten Ektoturbinale so breit geworden war, dass sie sich in die Endoturbinalreihe hinein erstreckte, und ein Theil von ihrer Einrollung kam auf dem Sagittalschnitte zwischen erstem und zweitem

Riechwulst zum Vorschein, d. h. die Endoturbinalreihe wurde durch Hineinschiebung eines Ektoturbinale vermehrt. Dieses Verhalten bietet großes Interesse dar, denn wäre es der Fall, dass die Zahl der Endoturbinalien mittels Hervorwachsens von Ektoturbinalien vergrößert würde, dann wäre es sehr fraglich, ob die Endoturbinalien homologe Bildungen repräsentiren. Die richtige Auffassung von den Fällen mit sieben Riechwülsten beim Rinde werden wir erst durch Vergleichung mit den Verhältnissen bei den übrigen Säugethieren erreichen können, und wir werden daher später — im Schlussabschnitt der ganzen Arbeit — diese Frage noch einmal zu berücksichtigen haben; anticipirend werden wir nur bemerken, dass diese Fälle sicher als ein für das Rind selbständiger Neuerwerb aufzufassen sind.

Bei den Perissodaktyliern ist die Zahl der Endoturbinalien und ihrer Riechwülste vermehrt worden; man findet:

beim Tapir	7	Endoturbinalien	mit	8	Riechwülsten
- Rhinoceros . .	6	-	-	8	-
- Pferd	6	-	-	6	-

Diese Reihe bildet ein sehr illustrirendes Beispiel von der Vergrößerung der Zahl der Endoturbinalien und der Riechwülste durch Spaltungsprocesse; wenn man das Siebbein des Pferdes als das — der geringsten Zahl der Endoturbinalien wegen[1] — dem ursprünglichen Zustande am nächsten stehend betrachtet, ist die Zahl der Riechwülste beim Rhinoceros durch unvollständige Spaltung der Basallamellen des zweiten und sechsten Endoturbinale vergrößert, während beim Tapir die Spaltung des sechsten Endoturbinale vollständig geworden ist, so dass das Siebbein dieses Thieres sieben Endoturbinalien besitzt.

Betreffs der Zahl der Endoturbinalien und der Form ihrer Riechwülste schließt sich die Schweinegruppe an die Perissodaktyler an. Die Endoturbinalien des Schweines verhalten sich wesentlich wie die des Tapirs, während bei Dicotyles außerdem die Spaltung der Basallamelle des zweiten Endoturbinale vollständig geworden ist, wodurch die Zahl der Endoturbinalien sich zu acht vermehrt.

Dem Siebbein der Ungulaten charakteristisch ist die große Zahl der Ektoturbinalien, die bei mehreren Arten die Zahl der Endoturbinalien bedeutend übertrifft; die Ektoturbinalien sind in einer medialen und lateralen Reihe geordnet, aber sowohl ihre gesammte Zahl,

[1] Wir werden später diesen Punkt näher besprechen.

ihre Lage im Verhältnisse zu den Endoturbinalien als auch die Zahl und die Nummern der Ektoturbinalien, welche die mediale Reihe bilden, sind außerordentlich großen Variationen unterworfen, die selbst bei nahe verwandten Arten vorkommen; und nicht einmal bei den einzelnen Arten ist die Ordnung der beiden Reihen absolut konstant (vgl. den Ochsen). Es geht aus der Tabelle klar hervor, dass die Ektoturbinalien sich nicht von einem gemeinsamen Typus ableiten lassen; wir werden später dieses Verhältnis näher besprechen.

Das Siebbein der Ungulaten zeichnet sich durch eine Pneumatisation der Ethmoturbinalien aus; dieser Process ist entweder eine Theilerscheinung der ganzen Pneumatisation des Schädels, oder er ist für das einzige Ethmoturbinale selbständig. Die erstgenannte Form findet sich namentlich beim Kamel und Lama, bei welchen Thieren die allermeisten Ethmoturbinalien durch Verlängerungen von den in den Schädelknochen liegenden Höhlen pneumatisirt werden; bei den übrigen Wiederkäuern und bei der Schweinegruppe wird nur das Nasoturbinale in dieser Weise pneumatisirt, und die Pneumatisation geht konstant von der zwischen den Basallamellen des ersten Endo- und ersten Ektoturbinale einmündenden Höhle (I') aus, während das Nasoturbinale und zweiter Riechwulst beim Pferde durch die Ausbreitung der Kieferhöhle pneumatisirt werden; beim Tapir und Rhinoceros ist das Nasoturbinale nach der typischen Form gebaut, aber beim letztgenannten wird das Verhältnis durch die sekundäre Zusammenwachsung des Naso- und Maxilloturbinale komplicirt. Die zweite Form der Pneumatisation der Ethmoturbinalien ist in der Hauptsache auf die Basallamelle des zweiten Endoturbinale beschränkt, und nur das siebente Ektoturbinale des Kamels und des Lama wird in ähnlicher Weise pneumatisirt; die Pneumatisation des zweiten Endoturbinale findet sich bei allen Wiederkäuern, ausgenommen Tragulus, und beim Rhinoceros, und der in der Basallamelle vorhandene Raum mündet in die Nasenhöhle ein durch eine Öffnung, die entweder an der oberen Fläche der Basallamelle (Rhinoceros, Kamel, Lama, Reh) oder zwischen zweitem und drittem Riechwulst (die übrigen Hirsche, Schaf, Ziege, Rind) liegt. Die durch diese Pneumatisation hervorgerufenen Gestaltungsveränderungen der Ethmoturbinalien sind schon in den Einzelndarstellungen erwähnt worden, und wir werden hier nur betonen, dass das Ethmoturbinale selbst bei ausgedehnter Pneumatisation seiner Basallamelle in der Regel am Ursprunge von der Siebplatte die typische Form besitzt.

Das Siebbein bei Tragulus ist viel einfacher gebaut; die Zahl

der Ektoturbinalien ist bedeutend reducirt worden, und die Pneumatisation der Ethmoturbinalien fehlt vollständig.

Die Regio olfactoria verlängert sich in den Körper des Präsphenoids ein, und bei den meisten Ungulaten ist diese Verlängerung so tief, dass sie die zwei bis drei unteren Riechwülste in sich aufnimmt.

Der Schädel bei den Ungulaten zeichnet sich durch seine ausgebreitete Pneumaticität aus. Bei den großen Formen (Rhinoceros, Pferd, Kamel, Rind) erreichen die pneumatischen Höhlen eine sehr bedeutende Größe und Ausbreitung, bei einzelnen (Rhinoceros, Rind) breiten sie sich beinahe im ganzen Schädel aus, aber mit der abnehmenden Größe der Arten vermindert sich der Umfang der Pneumaticität, und bei der kleinsten Form, Tragulus, ist sie auf einen einzigen pneumatischen Raum im Oberkiefer beschränkt. Nur Hippopotamus ist eine Ausnahme; der außerordentlich geringe Umfang der Pneumaticität bildet einen merkwürdigen Gegensatz zu der bedeutenden Größe des Schädels.

Die Pneumaticität geht von verschiedenen Theilen der Nasenhöhle aus.

Unter diesen Theilen werden wir zuvörderst die Regio olfactoria nennen, von welcher der größte Theil der Pneumaticität entwickelt wird. Bei sämmtlichen untersuchten Ungulaten — ausgenommen Tragulus — geht von dieser Region ein System von pneumatischen Höhlen hervor, durch Ausstülpungen der Schleimhaut von den Zwischenräumen der Basallamellen gebildet. Je nach der Zahl der Ethmoturbinalien wird hierdurch eine Reihe von sehr verschiedenen Systemen gebildet. Bei jeder Art entwickelt sich ein bestimmtes System, aber dieses zeichnet sich durch ein außerordentlich großes individuelles Variationsvermögen aus; nur ein kleiner Theil des Systems — in der Regel ganz wenige pneumatische Höhlen — findet sich konstant bei der betreffenden Art, und zwischen diesen konstanten Höhlen treten dann bei den einzelnen Individuen andere Höhlen auf, die sowohl nach der Zahl als nach den Nummern bedeutende Variationen zeigen. Die mit dem zunehmenden Alter folgende Ausformung der einzelnen pneumatischen Räume ist zahlreichen und außerordentlich häufig auftretenden Variationen unterworfen, die sich nicht nur bei verschiedenen Individuen geltend machen, sondern auch in den beiden Hälften desselben Schädels vorkommen; eine vollständige Symmetrie der Höhlen

in beiden Hälften eines Schädels ist eine der größten Seltenheiten, und bedeutende Variationen finden sich häufig, namentlich in den Fällen, in welchen die Zahl der Höhlen reducirt worden ist; die pneumatischen Höhlen bei erwachsenen Individuen derselben Art nehmen im großen Ganzen einen für die betreffende Art bestimmten Theil des Schädels ein[1], und eine Reduktion der Zahl der Höhlen ruft daher eine supplirende Vergrößerung einer oder mehrerer von den zurückgebliebenen Höhlen hervor. Unter den verschiedenen Variationen der Höhlen werden wir hier nur an die nicht seltenen Fälle erinnern, in welchen eine Höhle durch stärkere Entfaltung der Nachbarhöhlen auf eine ganz kleine Tasche reducirt worden ist und die Oberfläche des Schädels nicht mehr erreicht, indem sie von den benachbarten Höhlen überlagert wird.

Die pneumatischen Räume dieser Systeme sind in sehr charakteristischer und regelmäßiger Weise geordnet: im Fornix liegt der eine Raum lateral von dem anderen, in medialer Orbitalwand der eine unterhalb des anderen, aber diese regelmäßige Lagerung gilt nur für die Ursprungstheile der Höhlen[2] und geht während der weiteren Ausbreitung derselben in den Knochen in der Regel verloren. Bei den mit stark entwickelter Pneumaticität versehenen Ungulaten findet man dann die Ethmoidalregion von einer Reihe von Höhlen umgeben, die sich vom Fornix durch die mediale Orbitalwand in die Basis cranii hinein erstrecken; mit der abnehmenden Größe der Arten vermindert sich der Umfang der Pneumaticität, aber diese Verminderung steht zur Zahl der Höhlen in den Systemen in keinem Verhältnisse; man findet häufig viele Höhlen in den Systemen bei den kleinen Arten, bei welchen die Pneumaticität nur einen geringen Umfang erreicht. Bei mehreren großen Formen (Rhinoceros, Kamel, Rind, Schaf) ist eine von den den Systemen zugehörigen Höhlen besonders stark entwickelt und übertrifft an Größe die anderen Höhlen bedeutend (vgl. die Höhle 3′ beim Schafe und 6′ beim Rind). Bei einzelnen

---

[1] Dieser Satz gilt selbstverständlich nur in groben Zügen. Der gesammte Umfang der pneumatischen Höhlen in dem Schädel einer Art ist zahlreichen kleineren Variationen unterworfen, die theils vom Alter des Thieres (die Höhlen nehmen mit dem zunehmenden Alter an Größe zu), theils vom Geschlechte (beim ♂ sind die Höhlen in der Regel umfangreicher als beim ♀) abhängig sind.

[2] Am deutlichsten findet sich diese Lagerung während der ersten Entwicklung der Höhlen ausgesprochen, indem die Schleimhautausstülpungen in einer sehr regelmäßigen Reihe auftreten.

Ungulaten (Schaf, Rind) finden sich mitunter mehrere (2—3) Höhlen von einem Zwischenraum entwickelt.

In jedem System fanden sich immer die pneumatischen Höhlen von einander vollständig isolirt; die knöchernen Scheidewände enthalten sehr häufig Lücken, und diese können in so großer Zahl vorhanden sein, dass die Scheidewand ein Netzwerk von sehr dünnen, anastomosirenden Knochenbälkchen darstellt (vgl. die Hirsche, Dicotyles), aber die Schleimhaut bildet immer einen zusammenhängenden Überzug, welcher alle Lücken verschließt.

Bei sämmtlichen untersuchten Ungulaten findet sich konstant ein pneumatischer Raum, der am Vorderrande der Seitenplatte dicht unterhalb des Nasoturbinale in die Nasenhöhle einmündet; dieser Raum ist die Kieferhöhle, Sinus maxillaris. Diese Höhle, die sich durch ihren bedeutenden Umfang auszeichnet, liegt im Oberkiefer, breitet sich aber bei den meisten Ungulaten außerdem ins Thränen-, Joch- und Gaumenbein hinein aus. Bei einzelnen Arten erreicht die Kieferhöhle einen besonders großen Umfang und breitet sich dann in noch mehrere Knochen hinein aus, z. B. beim Pferde in Stirnbein, in Präsphenoid und Nasoturbinale; bei anderen Arten, z. B. bei Rhinoceros, nimmt sie hauptsächlich das Stirn- und Nasenbein in Anspruch, während die maxillare Ausbreitung sehr beschränkt ist, und schließlich bei Dicotyles und bei Hippopotamus breitet sie sich in den Oberkiefer gar nicht aus. Der Ductus nasolacrymalis liegt an der oberen oder lateralen Wand der Höhle, der Canalis infraorbitalis an der unteren.

Noch finden sich bei einzelnen Ungulaten (bei den Perissodaktylern und bei Dicotyles) einige pneumatische Höhlen, die ihnen eigenthümlich sind; wir werden sie bei der Besprechung der einzelnen Ungulatgruppen näher berücksichtigen.

Das Verhalten der Pneumaticität bei den beiden Unterordnungen der Ungulaten betreffend werden wir noch Folgendes erwähnen:

Bei den Perissodaktylern findet sich das System wohl entwickelt bei Rhinoceros, während beim Tapir der orbitale Theil des Systems reducirt worden ist (das Interorbitalseptum verdankt dem Siebbein seine bedeutende Breite). Beim Pferde ist das System durch die mächtige Entfaltung der Kieferhöhle noch stärker reducirt worden; gewöhnlich ist die Reduktion vollständig, aber mitunter treten in der Basis cranii eine oder zwei Höhlen auf.

Die Perissodaktyler besitzen noch einen ihnen selb-

ständigen pneumatischen Raum, der im mittleren Nasengang dicht vor der Öffnung der Kieferhöhle zwischen lateraler Nasenhöhlenwand und Maxilloturbinale einmündet. Ich werde mir erlauben für diesen Raum die Benennung Sinus malaris vorzuschlagen; er breitet sich im Oberkiefer aus und pneumatisirt außerdem Maxilloturbinale.

Die Darstellung über die Pneumaticität beim Pferde in den verschiedenen veterinär-anatomischen Arbeiten[1] ist bekanntlich die folgende: In jeder Hälfte des Schädels finden sich drei pneumatische Räume, Sinus maxillaris, frontalis und sphenoidalis. Sinus maxillaris, der durch eine spaltförmige, zwischen Naso- und Maxilloturbinale liegende Bildung, Fissura concho-ethmoidalis SUSSDORF[2] ausmündet, ist durch eine Scheidewand in eine vordere und eine hintere Kieferhöhle (Sinus maxillaris anterior und posterior) getheilt. Die vordere Kieferhöhle breitet sich ins Maxilloturbinale hinein aus, während die hintere sich nach hinten verlängert und sich theils oberhalb des Siebbeins ins Stirnbein (»Sinus frontalis«), theils unterhalb desselben durch das Gaumenbein ins Präsphenoid (»Sinus sphenoidalis«) erstreckt[3], d. h. »Sinus frontalis« und »Sinus sphenoidalis« münden in die Nasenhöhle nicht direkt ein, sondern öffnen sich in die hintere Kieferhöhle.

Es geht aus den vorliegenden Untersuchungen hervor, dass diese Auffassung ganz fehlerhaft ist: Sinus maxillaris ist nicht getheilt. — Die Bezeichnungen »Sinus frontalis« und »Sinus sphenoidalis« geben keine selbständigen pneumatischen Höhlen an, sondern nur Ausstülpungen, die die Kieferhöhle resp. ins Stirnbein und ins Präsphenoid hinein sendet, — und was schließlich die Fissura conchoethmoidalis anbelangt, ist sie nur eine sekundäre Bildung; sie fehlt ursprünglich dem Embryo und kommt erst allmählich durch die Ausformung des Naso- und Maxilloturbinale mittels der Pneumatisation zu Stande.

Die Pneumaticität beim Pferde verhält sich in der That in folgender Weise: In jeder Hälfte des Schädels findet sich ein Sinus

---

[1] Vgl. BENDZ (3), ELLENBERGER und MUELLER (5), FRANCK (6), CHAUVEAU (7), SUSSDORF (8), BAUM (10).

[2] Vgl. SUSSDORF (8, pag. 252).

[3] Die veterinär-anatomischen Verfasser (vgl. das Litteraturverzeichnis) benennen die verschiedenen Ausbuchtungen einer und derselben Höhle nach den Knochen, in welchen sie liegen; dies ist ganz irrthümlich und führt nur Verwirrung und falsche Vorstellungen mit sich. Man darf einer Höhle nur einen Namen beilegen.

maxillaris, ein Sinus malaris und mitunter ein sehr stark reducirtes, aus 1 oder 2 basalen Höhlen bestehendes System; dem Pferde fehlen sowohl die Stirnbeinhöhle (Sinus frontalis) als die Keilbeinhöhle (Sinus sphenoidalis).

Bei den Wiederkäuern tritt die Pneumaticität mit wohl entwickelten Systemen auf. Die am meisten umfassenden Systeme finden sich bei den großen Arten, bei den Kameliden und beim Rinde, bei welchen die pneumatischen Höhlen die Ethmoidalregion von allen Seiten her umgeben und sich außerdem in einem beträchtlichen Theil des Schädels ausbreiten; die ansehnliche Ausbreitung der Höhle 6′ beim Rinde, durch welche der Hornzapfen pneumatisirt wird, ist schon oben erwähnt. Bei den kleineren Formen (den Hirschen, dem Schafe und der Ziege) ist die Pneumaticität bedeutend reducirt worden. Der basale Theil der Systeme geht erst verloren; er fehlt diesen Formen vollständig, und die Pneumaticität ist auf den Fornix und auf die mediale Orbitalwand beschränkt und zeigt außerdem im letztgenannten Schädeltheil eine deutliche Reduktion, indem sie der Hauptsache nach nur die Orbitalplatte des Stirnbeins in Anspruch nimmt. Der Umfang der Pneumaticität ist bei den Hirschen am meisten reducirt, namentlich im Fornix, wo sie auf den allervordersten Theil des Stirnbeins beschränkt ist, während die pneumatischen Höhlen beim Schafe und bei der Ziege einen relativ viel ansehnlicheren Umfang erreichen, indem sie sich durch den größten Theil des Stirnbeins erstrecken; diese große Ausbreitung wird sicher durch die Bedeutung der Pneumaticität für die Bildung des Hornzapfens erklärt. Bei der kleinsten Form, Tragulus, ist das System vollständig reducirt; nur der Sinus maxillaris ist vorhanden.

Sowohl beim Schwein als bei Dicotyles finden sich gut entwickelte Systeme, deren zugehörige Höhlen sich besonders im hinteren Theil des Schädels ausbreiten und hier einen sehr bedeutenden Umfang erreichen, während das System bei Hippopotamus sehr stark reducirt worden ist. Die Ursache dieser Reduktion des Systems beim Nilpferde ist durch seine besondere Lebensweise gegeben; das Nilpferd ist sicher nur als eine große Schweineform aufzufassen, die u. A. den Kopf in der für die Schweine charakteristischen Weise zu gebrauchen ganz aufgegeben hat; der Kopf des Schweines bildet einen Hebel zum Wühlen, und diese Gebrauchsweise setzt außer

einer großen Länge des Schädels noch einen bedeutenden Umfang des hinteren Theiles desselben voraus[1], damit die Nackenmuskeln, die bei dieser Gebrauchsweise am meisten betheiligt sind, die günstigsten Insertionsverhältnisse bekommen; beim Hippopotamus hat der Kopf sich in ganz anderer Weise entwickelt, und die Pneumatisation des Hinterkopfes ist daher überflüssig geworden.

Bei Dicotyles findet sich die eigenthümliche Pneumatisation der Nasenscheidewand und des harten Gaumens und die besondere Lage des Maxilloturbinale und des Sinus maxillaris steht hiermit in Verbindung; der untere Nasengang hat durch die Volumszunahme der Nasenscheidewand bedeutend an Höhe gewonnen, d. h. die Anheftungslinie des Maxilloturbinale ist stark nach oben gedrängt worden, und die Kieferhöhlenöffnung, die oberhalb des Maxilloturbinale liegt, findet sich daher dicht unter der Nasenhöhlendecke; Sinus maxillaris breitet sich im Stirn- und Nasenbein aus, während die Pneumatisation des Oberkiefers durch die Ausbreitung einer dem Systeme zugehörigen Höhle zu Stande kommt.

Sowohl das Siebbein als die Pneumaticität des Elefanten zeigen in mehreren Punkten große Analogie mit den Verhältnissen bei den Ungulaten. Wir finden im Siebbein dieselbe bedeutende Vermehrung der Zahl der Ethmoturbinalien — und namentlich der der Ektoturbinalien — wie bei diesen, und die Endoturbinalien schließen sich wesentlich an die des Tapirs an.

Die Pneumaticität anbelangend findet sich erstens eine Kieferhöhle, Sinus maxillaris, deren Öffnung an einer Stelle der lateralen Nasenhöhlenwand liegt, welche der der Kieferhöhlenöffnung bei den Ungulaten entspricht. Außerdem geht von der Regio olfactoria ein System von pneumatischen Höhlen hervor, durch Ausstülpungen der Schleimhaut zwischen den Basallamellen der Ethmoturbinalien entwickelt, welches große Analogie mit den Systemen bei den großen Ungulatformen darbietet; die pneumatischen Höhlen des Elefanten erreichen einen kolossalen Umfang und zeichnen sich durch ihre eigenthümliche Architektur aus. Schließlich fand sich bei dem untersuchten Exemplar eine besondere Höhle, die in den vorderen Theil des unteren Nasenganges einmündete.

[1] Gleichartige Gebrauchsweise führt bekanntlich gleichartiges Gepräge mit sich; z. B. bei Centetes ecaudatus besitzt der Schädel eine vollständig schweine-ähnliche Form, aber bei diesem kleinen Thier ist keine Pneumatisation nothwendig, um die Form des Schädels herzustellen.

Litteraturverzeichnis.

1) Zuckerkandl, Das periphere Geruchsorgan der Säugethiere. 1887.
2) Schwalbe, Über die Nasenmuscheln der Säugethiere und des Menschen. Schriften der physik.-ökonom. Gesellschaft zu Königsberg. 23. Jahrg. 1882.
3) Bendz, Haandbog i den physiologiske Anatomi af de almindeligste danske Huspattedyr. 1853—1873.
4) Leisering, Mueller und Ellenberger, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugethiere (Gurlt). 7. Aufl. 1890.
5) Ellenberger und Mueller, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Hausthiere. 8. Aufl. 1896.
6) Franck-Martin, Handbuch der Anatomie der Hausthiere. 3. Aufl. 1892.
7) Chauveau, Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques. 4. édit. 1890.
8) Sussdorf, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Hausthiere. I. 1895.
9) Girard, Traité d'anatomie vétérinaire. 4. edit. 1841.
10) Baum, Die Nasenhöhle und ihre Nebenhöhlen (Stirn- und Kieferhöhle) beim Pferde. 1894.
11) —— Die Nasenhöhle und deren Nebenhöhlen (Stirn-, Kiefer- und Gaumenhöhle) beim Rinde. Archiv für wissenschaftliche und praktische Thierheilkunde. Bd. XXIV. 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII.

Fig. 1. Längsschnitt durch den Schädel von *Rhinoceros sondaicus*; die Nasenscheidewand ist entfernt; der Schnitt ist ein wenig links von der sagittalen Mittelebene gemacht. Man sieht acht Riechwülste, das umfangreiche Nasoturbinale und das sehr hohe Maxilloturbinale (vgl. den Text pag. 188 u. folg.). Im Fornix finden sich die pneumatischen Höhlen *I'*, *1'*, *6'*, *7'* und *10'*, die sich in der linken Hälfte des Schädels dem Septum entlang ausbreiten; nach vorn im Nasenbein findet sich die Kieferhöhle, *sm.* Im Prä- und Basisphenoid sieht man die linke Höhle *V'*; das Septum der Basis cranii ist nach oben weggemeißelt, und die rechte Höhle *V'* kommt zum Vorschein, sich in die Crista galli hinauf erstreckend und an die Verlängerung der linken Höhle *6'* angrenzend. Der Rand des Maxilloturbinale schließt nicht überall an den Knochen der lateralen Nasenhöhlenwand dicht an, so dass der Sinus malaris nach vorn, sowohl am oberen als am unteren Rand des Maxilloturbinale, gegen die Nasenhöhle hin offen ist.

Fig. 2. Derselbe. Der vorderste Theil des Nasoturbinale ist entfernt worden. Das Maxilloturbinale erstreckt sich bis an die Nasenhöhlendecke hinauf, mit welcher es, der Anheftungslinie des Nasoturbinale entlang, zusammengewachsen ist; das Nasoturbinale ist einfach eingerollt, aber der freie Rand der Einrollung ist mit dem Maxilloturbinale zusammengewachsen. Bei *a* findet sich die Öffnung der Kieferhöhle, nach

hinten durch einen bogenförmigen Einschnitt im Vorderrande der Seitenplatte, dicht unterhalb des Nasoturbinale, begrenzt; bei *b* findet sich die Öffnung des Sinus malaris.

Tafel IX.

Fig. 3. Der Kopf eines neugeborenen *Füllens*, von der linken Seite gesehen; die pneumatischen Höhlen sind aufgemeißelt. Bei *a* findet sich die Öffnung des Sinus maxillaris, *sm*; die untersten Buchstaben *sm* geben den maxillaren Theil der Höhle an, an dessen Boden der Canalis infraorbitalis verläuft (die Buchstaben sind auf dem Kanal angebracht), die obersten Buchstaben *sm* den frontalen Theil, der sich nach vorn ins Nasoturbinale hinein verlängert. Bei *b* sieht man die Öffnung des Sinus malaris, *smd*, in welchem die Fortsetzung des Canalis infraorbitalis sich findet.

Tafel X.

Camelus bactrianus jun. Drei Schnitte durch die rechte Hälfte der Nasenhöhle, der Siebplatte parallel. Die Knochenblätter der Ethmoturbinalien sind nicht gezeichnet worden (vgl. den Text pag. 203 u. folg.).

Fig. 4. Ca. $^1/_2$ cm vor der Siebplatte. In diesem Schnitte finden sich alle Ethmoturbinalien (*I—V* und *1—13*); außerdem sieht man die Öffnungen der pneumatischen Räume *1'*, *2'*, *3'*, *4'*, *7'*, und *II'*.

Fig. 5. Ca. $1^1/_2$ cm vor dem vorhergehenden Schnitte. Zweites und viertes Ektoturbinale sind so kurz, dass sie in diesem Schnitte nicht zum Vorschein kommen; zwölftes Ektoturbinale ist von der Seitenplatte auf die Basallamelle des dritten Endoturbinale übergegangen und zeigt sich daher scheinbar als ein dieser Basallamelle zugehöriges sekundäres Blatt. Die Öffnungen der Höhlen *I'*, *5'*, *8'* und *12'* sind getroffen.

Fig. 6. Ca. 1 cm vor dem vorhergehenden Schnitt. In diesem Schnitte finden sich nur erstes bis drittes Endoturbinale (*I—III*) und drittes, fünftes, siebentes und achtes Ektoturbinale. Das Nasoturbinale ist an der Grenze zwischen dem eingerollten und dem vorgestülpten Theil getroffen. Die Öffnungen der Höhle *6'* und des pneumatischen Raumes (*) in der Basallamelle des zweiten Endoturbinale sind getroffen.

Tafel XI.

Schaf (Nr. 13 der Tabelle pag. 223). Eine Reihe von Schnitten durch die linke Hälfte der Nasenhöhle, der Siebplatte parallel. Der in Fig. 7 abgebildete Schnitt ist ca. $^1/_2$ cm vor der Siebplatte gemacht, und die Schnitte sind ca. $^1/_2$ cm von einander entfernt. Die Knochenblätter der Ethmoturbinalien sind nicht dargestellt.

Fig. 7. Die Ethmoturbinalien sind alle in diesem Schnitt (fünftes Endoturbinale durch sein vorderstes Ende) getroffen. *I'*, *1'*, *3'* und *5'* die pneumatischen Höhlen.

Fig. 8. Fünftes Endoturbinale ist so kurz, dass es diesen Schnitt nicht erreicht; zweites, viertes und achtes Ektoturbinale sind durch ihre vorderen Enden durchgeschnitten worden. *7'* pneumatischer Raum.

Fig. 9. Zweites, viertes und achtes Ektoturbinale fehlen in diesem Schnitte; zehntes und dreizehntes Ektoturbinale sind durch ihre vorderen Theile durchgeschnitten. In diesem Schnitt ist die Öffnung der Höhle *1'* getroffen.

Fig. 10. Sechstes, zehntes, zwölftes und dreizehntes Ektoturbinale erreichen nicht diesen Schnitt; viertes Endoturbinale ist durch sein vorderes Ende durchgeschnitten worden. Neuntes Ektoturbinale ist von der Seitenplatte auf die Basallamelle des zweiten Endoturbinale übergegangen und zeigt sich scheinbar als ein sekundäres Blatt derselben. In diesem Schnitt sind die Öffnungen der Höhlen *I'*, *3'*, *7'*, *II'* und *11'* getroffen. Dieser Schnitt illustrirt in sehr deutlicher Weise die typische Lagerung der Höhlen: im Fornix liegt die eine Höhle lateral von der anderen, in der medialen Orbitalwand die eine unterhalb der anderen.

Fig. 11. Neuntes Ektoturbinale und viertes Endoturbinale fehlen in diesem Schnitt. Die Öffnung der Höhle *5'* ist getroffen; die Höhle *I'* verlängert sich ins Nasoturbinale hinein. Die regelmäßige Lage der Höhlen ist auch in diesem Schnitt deutlich ausgesprochen.

Tafel XII.

Fig. 12. Der Kopf eines *Schafes* (Nr. 9 der Tabelle pag. 223) von oben gesehen. Die pneumatischen Höhlen im Fornix sind aufgemeißelt. In der rechten Hälfte sind die Scheidewände dicht am Boden der Höhlen abgeschnitten, und man sieht die regelmäßige Lagerung der Ursprungstheile der Höhlen *I'*, *1'* und *3'* sammt ihren Verbindungsöffnungen mit der Nasenhöhle. In der linken Hälfte ist die regelmäßige Lagerung während der Ausbreitung der Höhlen in den Knochen verloren gegangen; die Höhle *3'* ist in zwei Partien getheilt, die unterhalb des Canalis infraorbitalis mit einander in Verbindung stehen.

Tafel XIII.

Kuh (Nr. 22 der Tabelle pag. 231). Eine Reihe von Schnitten durch die rechte Hälfte der Nasenhöhle, der Siebplatte parallel. Der in Fig. 13 abgebildete Schnitt liegt ca. 1 cm vor der Siebplatte, und die Schnitte sind $^3/_4$—1 cm von einander entfernt. Die Knochenblätter der Ethmoturbinalien sind nicht gezeichnet.

Fig. 13. Die Ethmoturbinalien (*I*—*V* und *1*—*18*) sind alle in diesem Schnitt getroffen. × ist ein sekundäres Blatt des vierten Endoturbinale, welches schon von der Basallamelle an die Seitenplatte übergegangen ist. *16*× sekundäres Blatt des sechzehnten Ektoturbinale (vgl. die nachfolgende Figur). In diesem Schnitt ist die Öffnung der Höhle *3'* getroffen; diese Höhle bildet nur eine kleine Tasche, welche die Oberfläche des Schädels nicht erreicht, indem sie von den Nachbarhöhlen überlagert ist. *sm* Sinus maxillaris.

Fig. 14. Siebentes Ektoturbinale findet sich nicht in diesem Schnitt. *16*× das sekundäre Blatt des sechzehnten Ektoturbinale, welches sich in diesem Schnitt als ein scheinbar selbständiges Ektoturbinale zeigt. Über × vgl. die vorhergehende Figur; das Blatt hat sich in zwei gespaltet. In diesem Schnitt finden sich die Öffnungen der Höhlen *1'*, *4'*, *6'*, *8'*, *11'* und *13'*. Die Höhlen sind sehr regelmäßig gelagert; nur

im Fornix finden sich ein Paar kleine Unregelmäßigkeiten (vgl. Höhle *1′* und *2′*).

Fig. 15. Drittes, fünftes, neuntes, elftes, zwölftes, dreizehntes und vierzehntes Ektoturbinale und fünftes Endoturbinale fehlen. * der pneumatische Raum in der Basallamelle des zweiten Endoturbinale; der Schnitt hat seine Öffnung getroffen, die zwischen den Basallamellen des zweiten und dritten Riechwulstes (*II′* und *II″*) liegt; der Raum ist in drei kleine Räume getheilt, die nach vorn mit einander verschmelzen. In diesem Schnitt finden sich die Öffnungen der Höhlen *I′*, *2′*, *II′*, *15′*, *III′* und *18′*.

Fig. 16. Erstes, achtes und fünfzehntes Ektoturbinale fehlen. In diesem Schnitt findet sich die Öffnung der Höhle *17′*. * vgl. die vorhergehende Figur.

Fig. 17. Sechstes, sechzehntes, siebzehntes und achtzehntes Ektoturbinale erreichen nicht diesen Schnitt. Zehntes Ektoturbinale und zweiter und dritter Riechwulst sind in ihren Hervorstülpungen getroffen. Die Höhle *I′* breitet sich ins Nasoturbinale hinein.

Tafel XIV.

Fig. 18. Der Kopf einer *Kuh* (Nr. 21 der Tabelle pag. 231) von oben gesehen. Die pneumatischen Höhlen sind aufgemeißelt. In der rechten Hälfte finden sich die Höhlen *I′*, *2′*, *2′a*, *3′*, *4′* und *6′* (*1′* und *5′* erreichen nicht die Oberfläche), und in den hinteren Theilen der Höhlen *I′* und *2′a* kommen die Öffnungen zum Vorschein; diese Hälfte zeigt die typische Ausbreitungsweise der Höhlen im Fornix (vgl. den Text pag. 232). In der linken Hälfte finden sich die Höhlen *I′*, *1′*, *2′*, *3′* und *4′*; die letztgenannte hat einen ungewöhnlich großen Umfang erreicht und die Höhle *6′* remplacirt, während diese und die Höhle *5′* in die mediale Orbitalwand hinab gedrängt worden sind (vgl. Fig. 19). *sm* Sinus maxillaris. *fs* Foramen supraorbitale.

Fig. 19. Linke Augenhöhle des in der vorhergehenden Figur abgebildeten Kopfes einer Kuh; der Jochbogen, der Processus orbitalis des Stirnbeins und der größte Theil des Thränenbeins sind entfernt. Die pneumatischen »orbitalen« Höhlen sind aufgemeißelt. Man sieht die Höhlen in einer Reihe gelagert, die eine unterhalb der anderen liegend, theilweise ein wenig unregelmäßig. In den Höhlen *6′—17′* kommen die Öffnungen zum Vorschein; die Höhle *17′* verlängert sich nach hinten in die Basis cranii hinein. *sm* Sinus maxillaris. *sp* Foramen sphenopalatinum.

Fig. 20. Ein Theil der rechten Nasenhöhle eines *Kalbes*; die Nasenscheidewand und ein Theil von dem Naso- und Maxilloturbinale sind entfernt. *I—IV* erster bis fünfter Riechwulst. *ll* der vordere Theil der Seitenplatte. *cti* Crista turbinalis inf. Die Schleimhaut ist in dem hinteren Theil des mittleren und unteren Nasenganges abpräparirt worden. Bei × findet sich die Öffnung des Sinus maxillaris; die von × ausgehende punktirte Linie zeigt den hinteren Theil der Öffnung, welche durch einen Einschnitt im Vorderrande der Seitenplatte, dicht unterhalb des Nasoturbinale, begrenzt wird, während ihr vorderer Umfang durch eine Schleimhautfalte dargestellt wird. Im Nasoturbinale kommt ein pneumatischer Raum zum Vorschein, die Verlängerung der Höhle *I′*.

Vom Bau des Wirbelthiergehirns.

II. Theil. Emys.

Von

Dr. B. Haller,

a. o. Professor für Zoologie an der Universität Heidelberg.

Mit Tafel XV—XIX.

Basirend auf dem ersten Theil dieser Studien (Morph. Jahrbuch. Bd. XXVI. 1898), welcher das Fischhirn behandelt, will ich es in dem vorliegenden zweiten Theil und dem bald darauffolgenden dritten Theil[1] es versuchen, durch den Vergleich des Hirnbaues der Fische mit jenem der Reptilien und dann jenes der Reptilien mit dem der Säugethiere gewisse allgemeine Gesichtspunkte bezüglich der Phylogenese des Gehirns zu gewinnen. Ergiebt sich auf diese Weise eine allgemeine Übersicht über den Weg, den die Hirnentfaltung von den Fischen an durchwandert, so wird dies Aufschlüsse über zahlreiche fragliche Punkte in der Hirnanatomie der Säuger geben. Die reiche Litteratur über die Hirnanatomie war mir bei der Durchführung meines Planes selbstverständlich mindestens eben so fördernd wie die eigenen Untersuchungen.

Obgleich der eingeschlagene Weg von den Fischen durch Vermittlung der Reptilien zu den Säugethieren hinaufzusteigen, bei jedem mit der Phylogenie der Wirbelthierklasse vertrauten Morphologen Billigung finden dürfte, so möge doch, um Missverständnissen

[1] Des Umfangs wegen war es nicht möglich, die Anatomie des Emyshirns mit der eines Vertreters der Säugethiere als eine einheitliche Studie in eine Zeitschrift aufzunehmen, und so musste denn eine Zweitheilung durchgeführt werden. Ich hoffe, dass dies den Zusammenhang nicht gefährden wird.

Fig 1

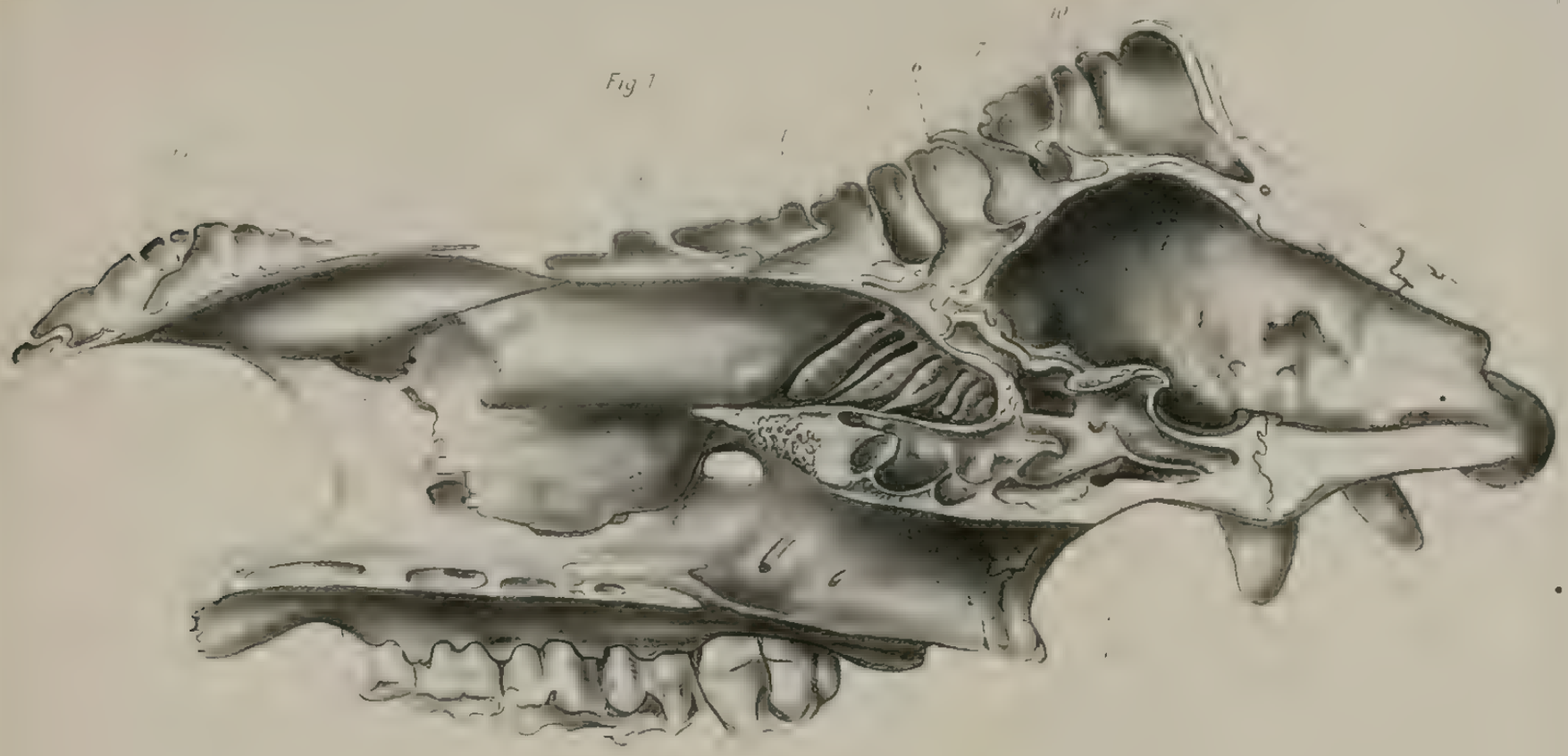
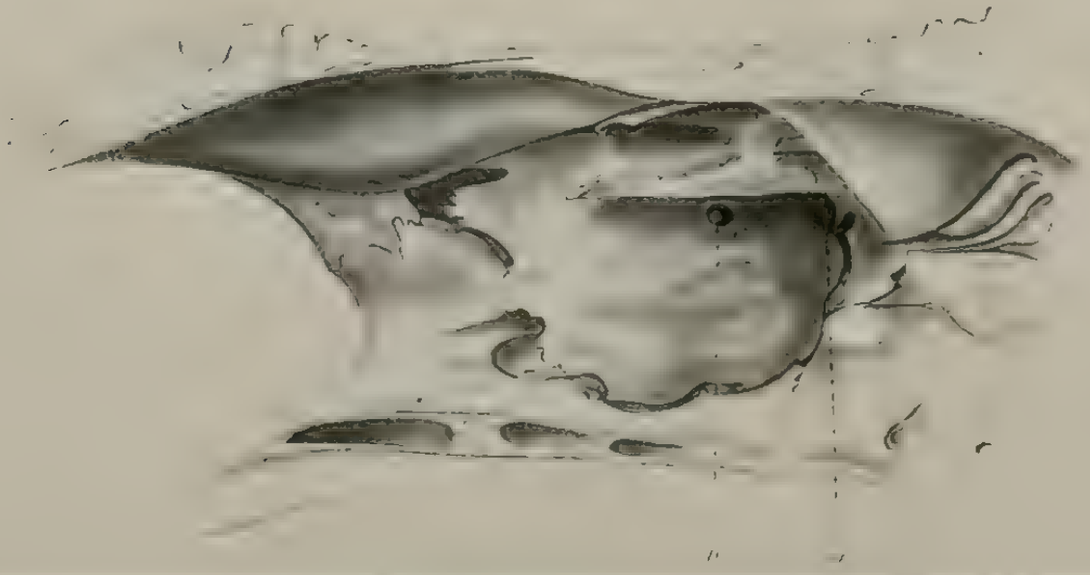


Fig 2



Wilhelm Engelmann in Leipzig

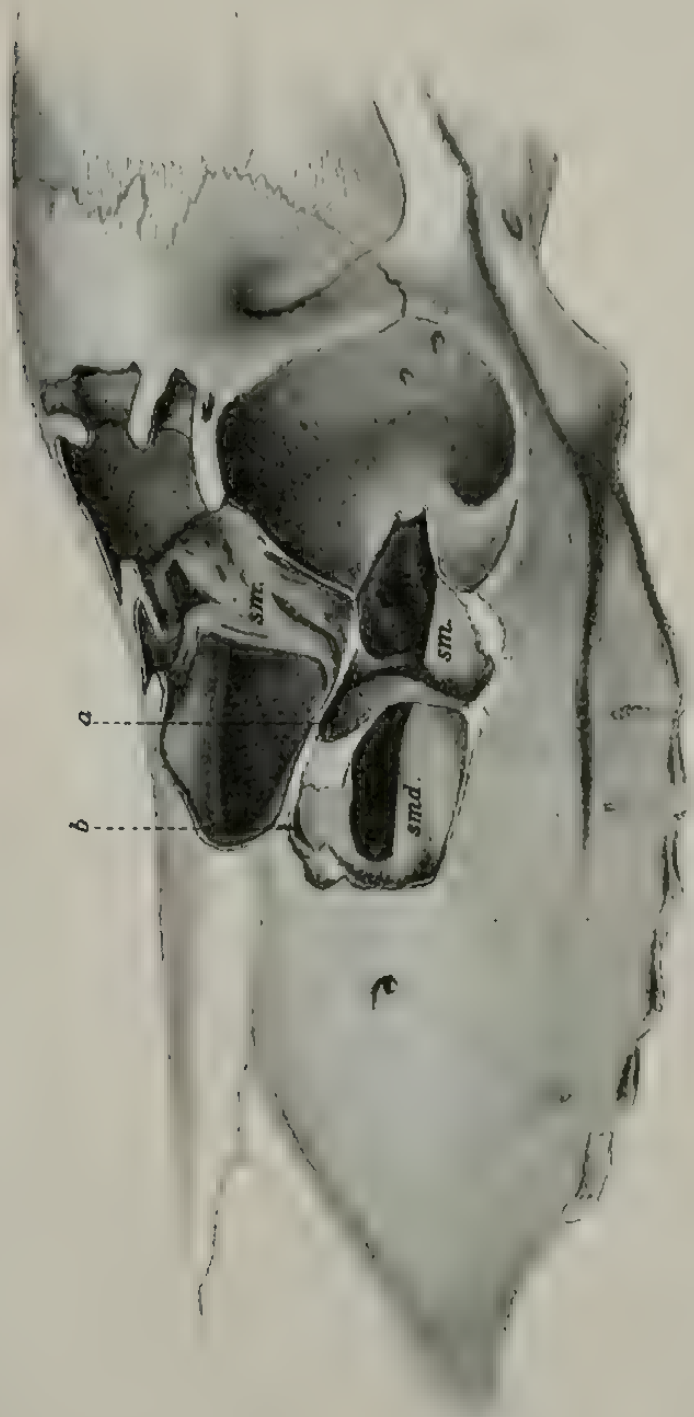


Fig. 3.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Fig. 4

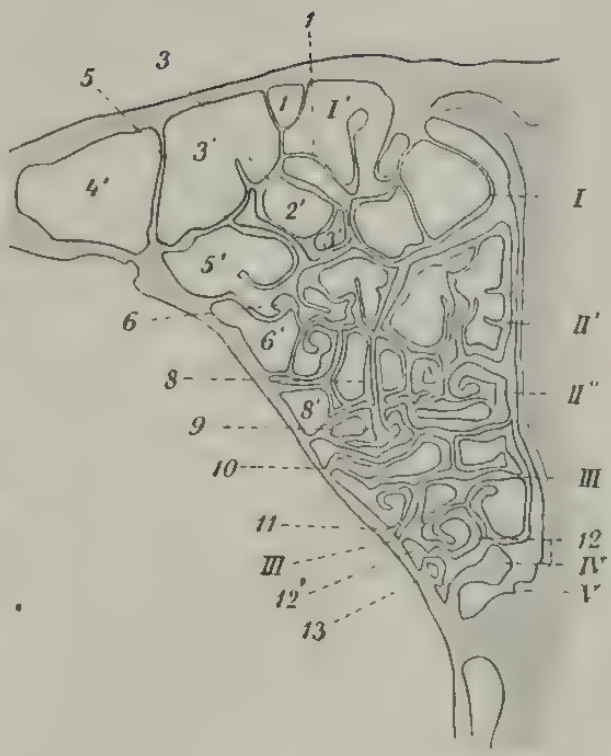


Fig. 5.

Fig. 6.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

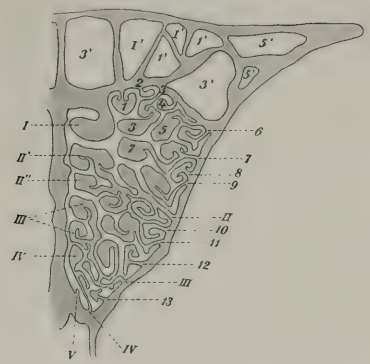


Fig. 7

Fig. 8.

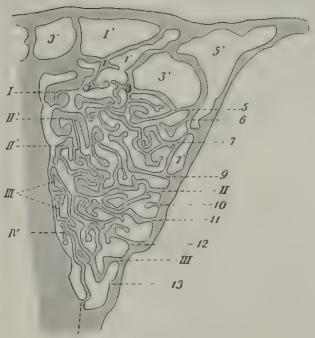


Fig. 9

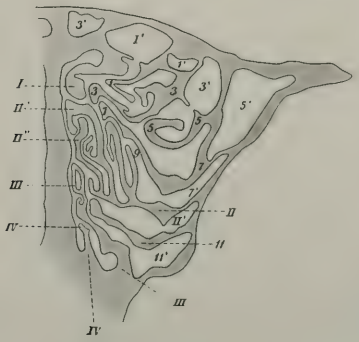


Fig. 10.

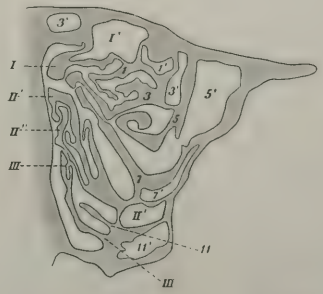


Fig. 11.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

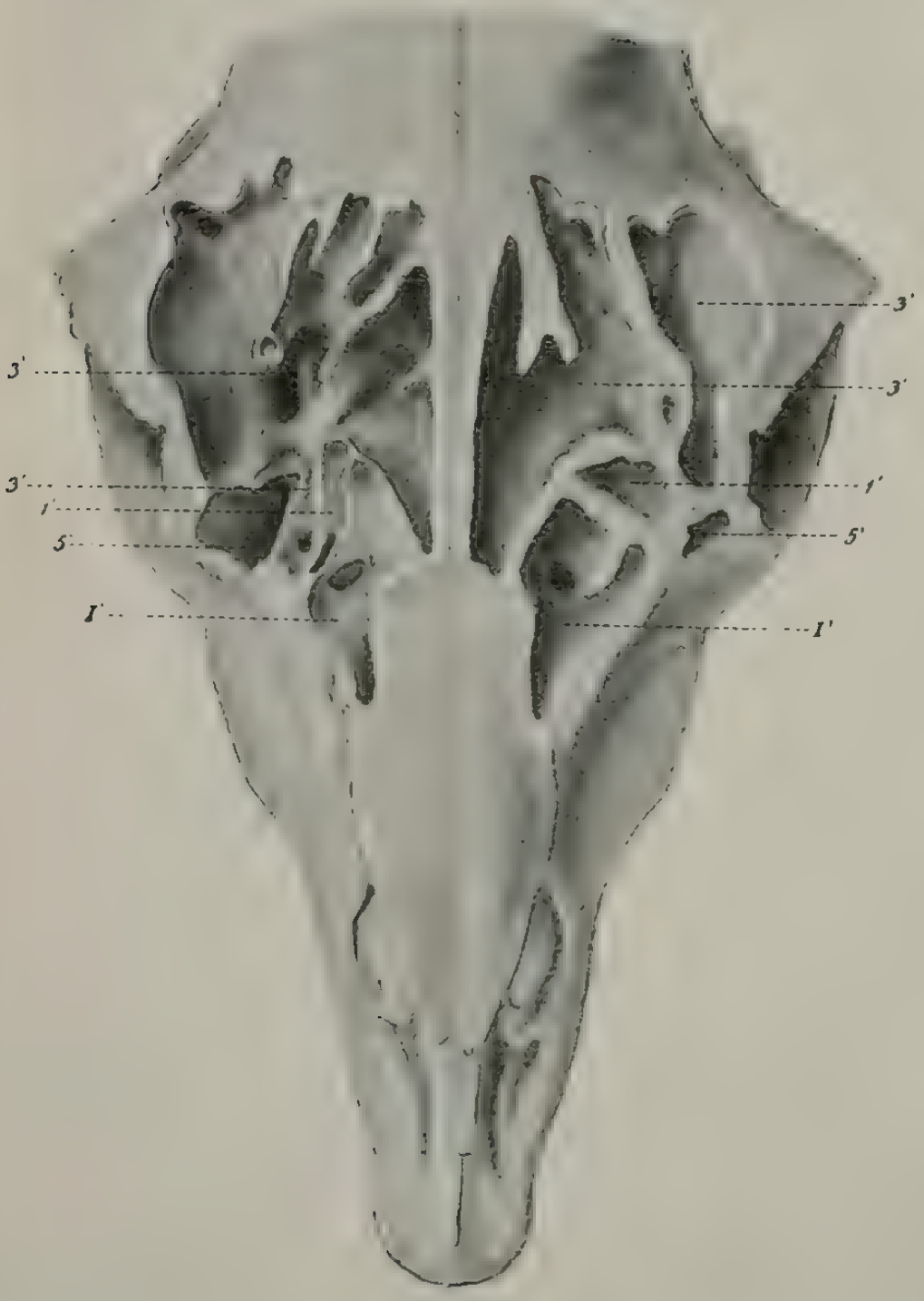


Fig. 12.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

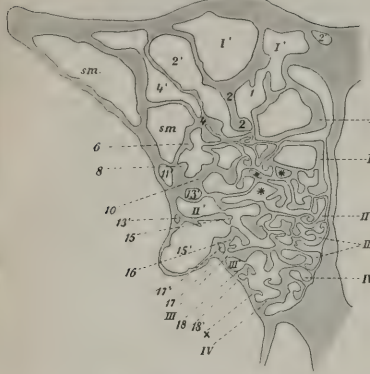


Fig. 15.

Fig. 16.

Fig. 17.

Fig. 13.

Fig. 14.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

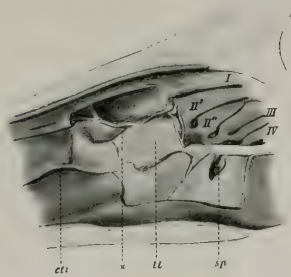


Fig. 20.

Fig. 19.

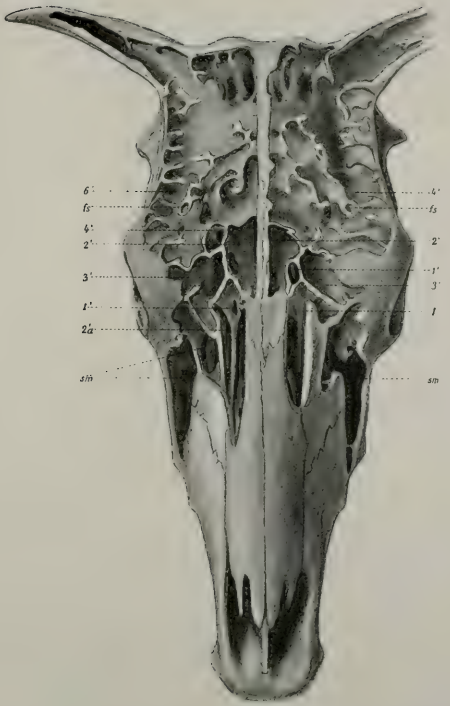
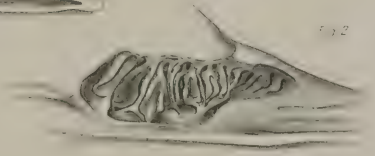
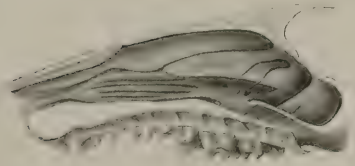
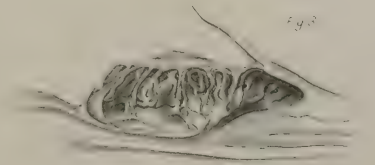


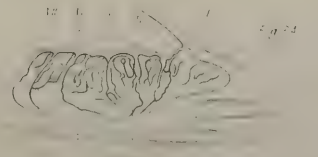
Fig. 18.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.









Wilhelm Engelmann

vorzubeugen, wegen der Wahl dieses Planes Einiges mitgetheilt werden. Vorliegende sowie die folgende dritte Studie bezwecken nicht eine auch nur zeitweilig erschöpfende Darstellung der Hirnverhältnisse der Wirbelthiere zu geben, denn abgesehen von der dazu erforderlichen langen Zeit würden auch die Kräfte des Einzelnen dazu nie genügen. Der Zweck dieser Studien ist darum bloß der eine, an der Hand der allgemeinen Durcharbeitung des Gehirns weniger Vertreter eine Übersicht über die Gesetze der Hirnentfaltung zu gewinnen und dadurch das Feld folgender Forschungen so weit zu ebnen, dass eine einheitliche Durcharbeitung des großen Gebietes besser ermöglicht würde, als dies zur Zeit der Fall ist. Hierdurch dürfte die leidlich große Konfusion in der Hirnanatomie schwinden. Wie immer, so bleibt natürlich auch diesmal das Erreichte hinter dem Bestrebten weit zurück. Um aber meinem Ziele mich nach Kräften zu nähern, musste ich mit der bisherigen Nomenklatur, selbst wenn einzelne Benennungen noch so eingebürgert waren und darum schon ihre Beseitigung schwer fiel, zum Theil brechen, was bereits im ersten Theil dieser Studien erfolgte[1].

---

[1] Dass dieses Verfahren vielfach auf Widerstand stoßen würde, konnte ich mir nicht verhehlen, dass aber dieser Widerstand in so subjektiver Weise sich äußern würde, als dies von Seiten EDINGER's (7) geschah, darauf war ich nicht gefasst. Dem, der doch bestrebt ist, die Lehre über das Centralnervensystem möglichst großen Kreisen von Biologen mit Hilfe eines vereinfachten, die anatomischen und genetischen Beziehungen klarer ausdrückenden Nomenklatur zugängig zu machen, wirft EDINGER vor, aus diesem Theil der Lehre des Nervensystems eine »Geheimwissenschaft« machen zu wollen. »Vor Allem« scheint es ihm »nicht gerechtfertigt, heute gerade das Fischgehirn durch eine neue und sehr willkürliche (!) Nomenklatur, die sich nirgendwo an die von den Anatomen angenommene anlehnt, von den übrigen Vertebratengehirnen zu sondern.« Vor Allem wäre ich EDINGER sehr dankbar, wenn er angeben würde, wo die vermeintliche willkürliche Änderung der Nomenklatur meinerseits vorgenommen wurde, denn so lange er sich mit allgemein gehaltenen Sätzen begnügt, kann an eine Widerlegung nicht gedacht und seine Behauptungen müssen — nolens volens — ignorirt werden.

Dann folgt eine ausführliche Belehrung »über den Grad der Zuverlässigkeit des Erreichten« einer Arbeit. Mit großer Gespanntheit, doch mit mindest gleich großer Enttäuschung las ich weiter: »Der jedesmalige höchste Grad der Zuverlässigkeit ist nur zu erreichen, wenn für jede Fragestellung resp. jedes untersuchte Objekt die augenblicklich beste Methodik angewendet wird und wenn uns der Autor keinen Moment in Zweifel über das lässt, was die Methodik nicht leistet.« Ungewiss bleibt es, ob EDINGER hier auf mich Bezug nimmt oder Andere, ohne sie zu nennen, rügen will. Getroffen fühle ich mich nicht, denn gerade ich war es, der bei der Anerkennung der großen Fortschritte,

Anfangs dachte ich daran, das Vorhirn der untersuchten Amnioten unberücksichtigt lassen zu können, was aber bei dem tiefen Eingreifen der Entfaltung der Großhirnrinde in eine große Zahl von Hirnbahnen später mir unrichtig erschien.

Von den Selachiern erfolgte die Abzweigung der übrigen gnathostomen Fischgruppen und aus einem Theil dieser die Herausbildung einer ausgestorbenen wichtigen Abtheilung von Wesen, die wieder zwei Äste abgaben, von denen der eine zu den höchst reducirten und in ihren recenten Formen einseitig modificirten Amphibien, und der andere zu den Reptilien hinüberführt. Jene wichtige Gruppe, innerhalb welcher die Gabelung des diesbezüglichen

---

welche uns die Golgi'sche technische Methode leistete, stets das hervorhob, was diese Methode nicht vermöchte. Betont habe ich es jedes Mal, dass diese technische Methode Vieles nur bruchstückweise zur Darstellung bringt und dass gerade durch diesen Umstand die »berühmte« Kontaktionstheorie und die Lehre von den Neuronen entstehen konnte. Edinger schwankt aber seit Jahren zwischen Kontinuität und Kontakt in ganz unheimlicher Weise.

Edinger bezweifelt, dass durch die heute gangbaren technischen Methoden (»Färbemethoden und Schnitte«) sich etwas von höherem Werthe gewinnen ließe und setzt alle Hoffnungen auf die Degenerationsmethode. Damit spricht er der Erforschung der phyletischen Hirnentwicklung gleichfalls jeden höheren Werth ab. Ich weiß wirklich nicht, ob Edinger hier sich nicht verschrieben habe und will über diese sonderbare Behauptung bei dieser Gelegenheit hinweggehen.

Wenn unser Autor die Behauptung aufstellt, dass ich in dem ersten Theil vorliegender Studie mehrmals unklar bleibe, so muss ich ihm leider dies Kompliment zurückgeben, denn ich bin nicht einmal darüber ins Klare gekommen, was Edinger mit seiner genannten Schrift eigentlich will. Sein Hauptzug richtet sich gegen meine zum Theil neuen Benennungen, und man wird wohl hoffen dürfen, dass er die Unzulässigkeit meiner Handlungsweise genauer erörtern wird, denn aus seinen allgemein gehaltenen Sätzen dürfte man kaum klug werden. Einstweilen muss ich die Behauptung zurückweisen, dass ich einen und denselben Faserzug unter verschiedenen Namen aufgeführt hätte, hierfür muss Edinger den speciellen Nachweis erbringen. Vielleicht wird übrigens durch genaueres Studium meiner Arbeit (und die wird ihm ja um so leichter gemacht, als er nach seiner eigenen Aussage meine Abbildungen nach zahlreichen eigenen Präparaten kennt, denn ich habe ihm nie was demonstrirt) Edinger Manches verständlicher werden, denn dass er dieselbe etwas flüchtig durchblätterte, geht unter anderen unrichtigen Angaben daraus hervor, dass er die Benennung »Sulcus interencephalicus« v. Kupffer zuschreibt, obgleich diese Benennung von mir herrührt (10).

Auch weiß Edinger nicht zu sagen, für wen ich eigentlich geschrieben habe. Die Antwort darauf lautet kurz: Für Diejenigen, die das Gehirn der Wirbelthiere von niederen Zuständen aufsteigend verstehen wollen! Vielleicht wird Edinger nach dem Studium des zweiten und dritten Theils vorliegender Studien mich besser verstehen.

Wirbelthierstammes sich vollzogen hat, sind die paläozoischen Stegocephalen.

Weil die recenten Amphibien eine einseitig modificirte Abtheilung sind, konnte das Gehirn derselben bei der Verfolgung meines Planes unberücksichtigt bleiben. Das Gleiche gilt für die Orniden, die sich von den Reptilien abgezweigt haben.

Zwischen den Reptilien und selbst den Monotremen ist aber auch in der geraden Richtung eine große Kluft und ist auch ein großer Theil der Reptilien bereits so eigenartig umformt, dass ein direkter Anschluss völlig ausgeschlossen ist. Immerhin ist die gerade Entwicklung in dem Säugethierstamm auch bezüglich der Hirnentfaltung fixirt.

Selbstverständlich wird aber auch die Ermittelung der Hirnverhältnisse der Amphibien und Vögel von Wichtigkeit sein, doch konnte aus obigen Gründen hier von denselben Abstand genommen werden.

Zum Schluss noch Einiges bezüglich des von mir verwendeten Materials. Von Anfang an war ich der Ansicht, dass die Bearbeitung des Gehirns weniger, doch möglichst geeigneter Vertreter der einzelnen Klassen zu werthvolleren Ergebnissen führen würde, als die Verwendung einer großen Zahl von Vertretern, von denen aber nicht das erforderliche reiche Material erlangt werden kann. Das Material musste in großer Menge beschafft werden können, frisch zur Verwendung gelangen und den technischen Schwierigkeiten möglichst gewachsen sein.

Was den Vertreter der Reptilien betrifft, der von mir bearbeitet wurde, die Emys lutaria, so glaube ich nicht gefehlt zu haben, dass ich gerade einen Chelonier zur Bearbeitung mir ausgewählt habe. Hierzu trug unter Anderem auch der Umstand bei, dass dieses Reptil im Allgemeinen schönere Präparate mit der Weigart'schen Markscheidefärbung mir lieferte, als Lacerta, der einzige Saurier, der ohne große Kosten, die ich unbedingt meiden musste, in der nöthigen Menge zu haben war. Unter den Hirnen der Schildkröten ist aber zweifellos jenes von Emys, wenigstens was das Vorhirn betrifft, ursprünglicher als jenes vieler Vertreter der Chelonier, bei denen vielfach durch Verkürzung des frontalen Schädels eine frontocaudale Zusammenrückung des Vorhirns zu vermerken ist. Dies erreicht ihren höchsten Grad bei Chelonia. Der technische Vorzug liegt in der mäßigen Größe des Hirns, wodurch bei dem Schneiden etc. vielfache Schwierigkeiten beseitigt werden.

Die Bearbeitung der feineren Verhältnisse der einzelnen Hirn-

abschnitte wurde nicht in der ausführlichen Weise gemacht als bei den Fischen es geschah. Es gelangte neben der wegen der Topographie unbedingt nöthigen Tinktionstechnik die Weigert'sche Markscheidefärbung zur Geltung. Nur dort, wo wegen Mangels von Markscheide, wie vielfach im Vorhirne die Weigert'sche Färbung versagte, wurde die Golgi'sche Schwärzung und zum Theil die Osmiumbräunung angewandt. Es handelte sich hier nicht darum, vermittels der Golgi'schen Schwärzung die Einzelnheiten der jeweiligen Kernverhältnisse festzustellen, sondern nachdem diese bei den Fischen mehr oder weniger genau ermittelt wurden, die Homologien der bezüglichen Kerne mit jenen der Fische festzustellen. Es bleibt der zukünftigen Forschung vorenthalten, zu bestimmen, wie weit mir dies Letztere gelang[1].

Heidelberg, December 1899.

I.

Das chordale Hirn oder Epencephalon und der Ursprung der metameren Nerven.

Der Sulcus interencephalicus ist, wie wir bei den Fischen sahen (I. Th. p. 373), die Grenzmarke zwischen dem chordalen oder metameren und dem prächordalen Hirn. Burkhardt (1), der diese Grenzfurche auch bei den Reptilien, speciell bei Lacerta zuerst fand, giebt keine eingehendere Schilderung derselben bei den Reptilien; darum möge der Sulcus interencephalicus bei Emys etwas genauer erörtert werden.

Es verhält sich hier diese Grenzfurche etwas anders als bei den Knochenfischen und Amphibien und gleicht am meisten jener von Scyllium, denn sie ist gleich wie bei Scyllium keine enge Spalte,

[1] Bezüglich der technischen Methodik konnte ich nicht weiter gehen und das Verlangen, auch das Experiment zu Hilfe zu nehmen, wie dies Edinger mir gegenüber äußerte (l. c.), ist aus verschiedenen Gründen zurückzuweisen. Denn erstens fehlt mir in meinem höchst bescheidenen Privatlaboratorium jede Vorrichtung hierzu und auch meine Finanzen gestatten so etwas nicht, was doch bloß in Institutslaboratorien oder reichen Privatlaboratorien möglich ist. Zweitens aber ist eine Arbeitstheilung auch bezüglich der Technik sehr erforderlich und hat ja auch Edinger bei der Bearbeitung des Taubengehirns das Experiment seinem Mitarbeiter Herrn Wallenberg (8) völlig überlassen, obgleich ihm ja ein großes Institutslaboratorium zur Verfügung steht.

sondern eine breite Rinne (Fig. 11 *sinte*). Indem sie jederseits allmählich enger wird, hört sie in dieser Weise auf und durchquert nicht den ganzen Boden des Hirns. Oralwärts ist der Sulcus interencephalicus wie überall, wo er sich postembryonal erhält, durch das Tuberculum impar (*t*) begrenzt und hinter ersterem befinden sich lateralwärts je eine tiefere Grube im Hirnboden (Fig. 10). Diese hängen unter einander durch eine schmale Spalte median zusammen. Die beiden Gruben sowie die sie unter einander verbindende Spalte werden vom Sulcus interencephalicus durch eine ziemlich ansehnliche Plica (Figg. 10, 11 *s*) abgegrenzt. Ob diese beiden unter einander kommunicirenden Gruben noch zum ursprünglichen Sulcus interencephalicus gehören und sich erst sekundär bei den Reptilien von demselben durch die erwähnte Plica abgegrenzt haben, oder ob ihnen bei Scyllium eine sehr seichte mediane Vertiefung im Hirnboden (I. Th. Fig. 80 *s*) als Vorstufe dient, möchte ich dahingestellt lassen. Es wird die Ontogenese darüber Auskunft geben können. Bei den Säugethieren, wo sich, wie wir dies im dritten Theil vorliegender Studie ausführlicher zu erörtern haben werden, ein embryonaler Sulcus interencephalicus vorfindet, aber noch im Embryonalleben verstreicht, findet sich kein Hinweis darauf, dass jene Gruben eine durchgreifende phyletische Bedeutung besessen hätten. Auch der Umstand, dass jene Gruben von Emys bereits unter dem Kleinhirn lagern, giebt für deren Bedeutung keinen Fingerzeig ab, da auch der Sulcus interencephalicus bei Emys, Lacerta und Tropidonotus im Verhältnis zu jenem der Selachier nach caudalwärts verschoben ist (Fig. 11).

Hinter den genannten Gruben verdickt sich der Hirnboden bei Emys plötzlich und an dieser Stelle befinden sich die ventralen motorischen Kerne des Oculomotorius. Das Tuberculum impar superius (Fig. 11 *t*) ist durch ein dünnes Hirnbodenstück medianst mit dem mächtigen Tuberculum impar inferius (*w'*) verbunden, das sich dann sowohl lateral als auch medianwärts in die hintere Wand des Infundibulum (*J*) fortsetzt. Die mächtige Entfaltung des Tuberculum impar inferius ist eine Eigenthümlichkeit, welche wohl durch die Reptilien erworben wurde.

Auf die weiteren Einzelnheiten des metameren Hirns soll bei der jeweiligen Beschreibung der einzelnen Nervenursprünge, Faserzüge und der verschiedenen Kerne eingegangen werden und hier möge nun mit der Beschreibung der Ursprünge der metameren Nerven begonnen werden. Es soll über diese nur im Allgemeinen

berichtet werden, in so fern eben das gesteckte Ziel es wünschenswerth erscheinen lässt; auch soll bei der Vagusgruppe der Accessorius, der ja bei den Reptilien in seiner vollen Entfaltung auftritt, weiter nicht berücksichtigt werden.

Während über die extramedullären Verhältnisse der metameren Nerven der Reptilien man im Großen und Ganzen unterrichtet ist, sind die Ursprungsverhältnisse derselben bisher ganz unberücksichtigt geblieben. Dies ist um so auffallender, als die Ursprungsverhältnisse dieser Nerven bei den Vögeln besonders durch Brandis (2) eine recht ausführliche Schilderung erfahren haben. Die Ursprungsverhältnisse der metameren Nerven der Orniden sind aber lange nicht so einfach mehr, wie jene der Reptilien und gewiss wäre die Vorkenntnis bei den Reptilien hierüber für das Verständnis bei den Vögeln förderlich gewesen. Man ist also auch hier in so fern unrichtig vorgegangen, als statt von dem Einfacheren zum Komplicirteren aufzusteigen, man den umgekehrten Weg wählte.

Um den Übergang von dem Rückenmark in die Oblongata zu verstehen, wähle ich zu meiner Betrachtung das Querschnittsbild des Halsmarkes aus der Gegend der schmächtigen Pyramidenkreuzung. Eine solche ist bei den Reptilien in Folge des Auftretens einer ansehnlicheren Vorhirnrinde (Großhirnrinde) schon vorhanden (Fig. 34 *pk*) und man kann feststellen, dass ein Theil (*pyb'*) der gekreuzten Bahn sich in die Fasciculi posteriores begiebt, während der andere Theil lateral weit hinauf dorsalwärts verfolgbar ist und sich ganz so verhält, wie das bei den Säugethieren bekannt ist. So übersichtlich ist freilich das Verhalten der Pyramidenbahnen an der Stelle der Pyramidenkreuzung bei den Reptilien nicht, wie es die Säugethiere zeigen, was daher rührt, dass die Koncentration dieser Gegend bei den Reptilien eine unvergleichlich geringere ist, wie bei den Wirbelthieren. Es sind in Folge dessen die diesbezüglichen anatomischen Verhältnisse auf einen größeren Raum vertheilt und nicht auf wenigen Querschnitten schon ermittelbar.

In dieser Gegend des Halsmarkes sind die Ventralhörner (*uh*) noch in ihrer Form, wie sie sich im ganzen Rückenmarke zeigen, wohl erhalten; eben so die Dorsalhörner (*oh*). An der engsten Stelle der grauen Substanz, also in der nächsten Nähe des Centralkanals, befindet sich eine großzellige, ziemlich isolirte Zellgruppe (*mk*), die, verglichen mit der gleichen Zellgruppe der Knochenfische (9, Fig. 28 *mk*), sich als das caudale Ende der Zellränder des mittleren Kerngebietes zu erkennen giebt.

Die innere Lateralbahn (*ill*) führt ansehnliche markhaltige Längsfasern. Es kommen hier bereits sogenannte Filae arcuatae vor, die, wie wir von den Fischen her wissen, sehr verschiedenen Ursprunges sein können. Die Dorsalstränge (*ds*), die bei Emys durchaus einheitlich sind und die Differenzirung der Säuger noch nicht aufweisen, führen feinste Längsfasern.

Von diesem Querschnittsbild nun ausgehend mögen die Ursprungsverhältnisse der Vagusgruppe im Allgemeinen betrachtet werden.

Ein Querschnitt, der den Vagusstamm in seiner Mitte traf (Fig. 33), lässt erkennen, dass dieser drei verschiedene Wurzeln aus der Oblongata bezieht. Es sind diese wenigstens bei Emys auf einem und demselben Querschnitte deutlich zu erkennen. Extramedullär ist der Stamm ganz einheitlich. Dorsalwärts wird er von der sensorischen Wurzel (*a*) gebildet, der sich aus dem sensorischen Oblongatagebiet (*ok*) oder jenem Theil desselben sammelt, den wir im Vagusgebiete den dorsalen oder sensorischen Vaguskern nannten. Dies geschieht freilich nur in so fern, als es sich um solche sensorische Wurzelfasern handelt, die aus kleinen sensorischen Ganglienzellen des Kernes entspringen, während ein großer Theil der Wurzelfasern als centralwärts ziehende Fortsätze der Ganglienzellen des spinalen Vagusganglions in dem Nervennetz des Kernes sich auflösen. Es giebt aber auch Vagusfasern, die bis in das Kleinhirn vordringen. Der dorsale Vaguskern hat sich bei Emys zu einem gut tingirbaren Kerntheil und einem inneren, dem Ependym zugekehrten zellarmen Theil differenzirt. Dorsalst von dem Kerntheil und in ganz peripherer Lage befindet sich jederseits in der Oblongata ein Längsfasersystem (*dkb*), welches die bei den Fischen bekannte dorsale Kleinhirnbahn der Oblongata vorstellt. Die richtige Deutung dieser Bahn von Emys geht schon daraus hervor, dass aus ihr zahlreiche Fasern in dichter peripherer Zusammenlagerung bogenförmig nach ventralwärts ziehen (*h*), hier sich dann allmählich aufsplittern, zum Theil aber auch noch die Raphe passirend auf die anderseitige Oblongatahälfte gelangen. Ihre Beurtheilung wird sich nach den bei den Fischen ausführlichst dargelegten Detailverhältnissen gestalten müssen.

Die dorsale Kleinhirnbahn möchte ich im gleichen Sinne aufgefasst haben, wie ich es für die Fische gethan, dass nämlich diese Bahn sowohl aufsteigende Fasern aus den Dorsalsträngen des Rückenmarkes (Fig. 35 *ds*) zum Kleinhirn gelangen lässt, als auch ab-

steigende Fasern in sich fasst, die direkt aus Kleinhirnzellen stammen.

Die mittlere Wurzel des Vagusstammes rührt aus dem mächtigen und noch durchaus an ursprüngliche Fischverhältnisse erinnernden mittleren Vaguskern oder oberen motorischen Vaguskern her. Dieser besitzt eine etwas halbmondförmige Gestalt mit dem Ependym zugekehrter Konkavität und ist von diesem durch eine ziemlich breite, zellenarme und faserreiche Lage getrennt. Er zerfällt in einen kleinzelligen größeren dorsalen Abschnitt (*X, mk'*) und einen viel kleineren großzelligen ventralen Theil (*X, mk*). Diese Gruppirung der verschieden großen, vielleicht auch physiologisch verschiedenen Vaguszellen erinnert lebhaft an die Differenzirung des mittleren Vaguskerns von Cyprinus (9), wobei selbstverständlich nur an eine Konvergenzerscheinung gedacht werden kann, doch könnte möglicherweise diese Differenzirung aus gleichen physiologischen Gründen erfolgt sein. Von den großen Zellen des centralen Kernabschnittes sind einige wenige schon etwas ins Innere des Markes eingeschoben, doch nicht derart, dass an einen höheren sekundären Akt der Einschiebung gedacht werden könnte. Diese halbeingeschobenen Zellen geben öfter einen mächtigen Fortsatz ab, der sich so verhält, wie ich dies für Salmo ausführlichst beschrieben habe (9). Er geräth in die ventrale Oblongatahälfte derselben oder der entgegengesetzten Seitenhälfte.

Aus dem mittleren Vaguskern gelangen Wurzelfasern, d. i. Fortsätze von Zellen, direkt in den Vagusstamm. Auf dem abgebildeten Präparat war ein ventraler Wurzeltheil von einem dorsalen schwächeren getrennt.

Eine zweite motorische oder eine dritte Wurzel bezieht der Vagus aus dem ventralen motorischen Kern. Dieser ist, wie wir es von der Forelle her wissen, die proximale Fortsetzung der Ventral- oder Vorderhornsäule (Fig. 33 *vh*), die hier wie in der ganzen Oblongata in ihrer ursprünglichen Form erhalten und in Folge dessen gut kenntlich ist. Anders verhält es sich mit der Gruppirung der Längsfasersysteme im ventralen Oblongatagebiete der Vagusgegend. Die Funiculi posteriores (*fp*) sind, wie denn überall bei den Wirbelthieren, in ihrer gut begrenzten Form erhalten. Ventralwärts von ihnen wird die sogenannte Raphe von zahlreichen gekreuzten Bündeln gebildet, die zum Theil von sogenannten Fibrae arcuatae herrühren. Neben dieser so gebildeten Raphe befinden sich zahlreiche Ganglienzellen, die ja den Ventralhörnern angehören und bezüglich ihrer Detail-

verhältnisse bei der Forelle ausführlichst gewürdigt wurden. Die ventralen Längsbahnen, wie die innere und äußere Lateralbahn und die ventrale Längsbahn, sind in der Vagusgegend von einander nicht abgegrenzt wie bei der Forelle, sondern bilden wie bei den Selachiern ein ziemlich einheitliches Längsfasersystem, in dem nur der Lage nach die innere Lateralbahn zu bestimmen ist (*ill*). Diese enthält dorsalwärts starke markhaltige Fasern. Durchzogen wird der Quere nach dieses ganze Längsfasersystem von den sogenannten Fibrae arcuatae, welche sich dann zum Theil in der Raphe kreuzen.

Die dritte oder ventrale Wurzel des Vagus bezieht nun feine Fasern, die sich zu mehreren hinter einander lagernden ansehnlichen Querbündeln anordnen (Fig. 33), erstens aus Ganglienzellen der Ventralhörner derselben oder der anderen Seitenhälfte — welch letztere den oberen Theil der Raphe und die Funiculi posteriores durchqueren müssen — dann Fasern aus den Funiculi posteriores beider Seitenhälften und schließlich Wurzelfasern aus der inneren Lateralbahn, so weit ich erkennen konnte, aus der gleichseitigen Oblongatahälfte. Die aus den Längsfasersystemen herrührenden Wurzelfasern können selbstverständlich einen oral- oder caudalwärtigen Ursprung besitzen.

Der Glossopharyngeus verhält sich im Allgemeinen so bezüglich seines Ursprunges wie der Vagus, dessen oralsten Abschnitt er ja vorstellt.

Der Acustico-Facialis, dessen Zusammengehörigkeit als metamerer Nerv sich bezüglich des Ursprunges auch bei Emys kund giebt, zerfällt in den dorsalen rein sensorischen Wurzeltheil, den Acusticus und den ventralen, nur zum Theil sensorischen Abschnitt, den Facialis. Der Acusticus (Fig. 32 *VIII*) verlässt bei Emys die Oblongata mit mehreren kurzen Wurzeln oberhalb des Facialis (*VII*) und nachdem sich diese Wurzeln bald darauf zu einem einheitlichen Stamm vereinigt haben, verdickt sich dieser in das Ganglion acusticum (*g VIII*). Auf Querschnitten lässt es sich feststellen, dass der Acusticus in der Querebene aus der Oblongata mit drei über einander gelegenen Wurzeln entspringt, die aber ausschließlich alle aus dem sensorischen Oblongatagebiete entstammen. Entsprechend diesen drei Wurzeln erfolgte in dem sensorischen Oblongatagebiete eine Differenzirung in drei Wurzelportionen, den drei Kerngebieten entsprechend. Ein laterales Kerngebiet (*b*) entspricht der lateralen, ein oberes mediales der oberen inneren (*a*) und ein medioventrales der unteren inneren Wurzel (*c*). Alle drei Kerngebiete sind gekenn-

zeichnet dadurch, dass sie sich bei karmintingirten Präparaten viel intensiver färben, als ihre nächste Umgebung. Diese Differenzirung des Acusticuskerns ist offenbar hervorgerufen worden durch die weitere Vervollkommnung des Gehörorgans der Reptilien, indem bei ihnen der Vorläufer der häutigen Schnecke, die Lagena, auftritt. Es wird aber zukünftigen Untersuchern anheimgestellt werden müssen, festzustellen, welche dieser medullaren Differenzirungen dem Ramus basilaris und welche dem Ast der Bogengänge des Gehörnerven angehört. Mit Bezug auf die Fische ist diese Differenzirung des sensorischen Oblongatagebietes der Acusticusgegend als etwas Sekundäres zu betrachten.

Das ganze Ursprungsgebiet des Acusticus führt nur kleine Ganglienzellen und erst vor der Acusticusgegend, zwischen dieser und dem engeren Ursprungsgebiet des zweiten Trigeminus, treten jene großen Ganglienzellen des sensorischen Oblongatagebietes auf (Fig. 30), welche wir bei den Fischen als »großzelligen sensorischen Kern« aufgeführt haben (I. Th. pag. 448 und 471 ff.). Die gleiche Lage dieses Kernes bei Emys lässt darauf schließen, dass er bei dem Reptil eben so wie bei den Fischen sowohl Acusticus als auch Trigeminuswurzeln zum Ursprung dient.

Hauptsächlich in dem oberen medianen Kern des Acusticus strahlt die innere Querfaserung (Fig. 32 *ivds*) aus und auch die ansehnliche äußere Querfaserung (*avds*) scheint direkt hierher zu gelangen.

Der Facialis (Fig. 32 *VII*) gelangt als durchaus einheitlicher Stamm ventral, doch etwas distalwärts (Fig. 38 *VII*) vom Acusticus gelegen, extramedullär. Seinem Ursprunge nach scheint der Facialis bei der Schildkröte zum größten Theil motorischer Art zu sein, was durch die Bepanzerung seines sensorischen Verbreitungsgebietes sich erklären lässt. Es gelangen Wurzelfasern sowohl aus der gleichen als auch quer durch die Funiculi posteriores (Fig. 32 *fp*) aus der anderseitigen Hälfte der Ventralhornsäulen (*uh*) in den Facialisstamm. Letztere bilden mehrere über einander und zum Theil ja auch hinter einander gelegene Bündel (Fig. 38 *VII*), die von einander durch die Längsbündel der Funiculi posteriores getrennt werden, und selbstverständlich auch aus diesen Wurzelfasern aufnehmen. Andere Wurzelfasern stammen aus einem Längsstrange, der dorsoventral von der Ventralhornsäule und unter der Wurzel des Facialis gelegen ist (*rd* + *ill*) und nichts Anderes, als zum größten Theil der dorsolaterale Längsstrang und zum geringen Theil ein Abschnitt der inneren Lateralbahn ist.

Das mittlere Kerngebiet ist in seiner ursprünglichen Lagerung in der Facialgegend der Emys nur durch einige kleinere Ganglienzellen vertreten, während seine Hauptmasse als eingeschobener Kern (Fig. 32 *mk'*) eine laterale Lage einnimmt. Da nun seine ursprüngliche Lage (β) mit dem inneren sensorischen Oblongatagebiet zusammenfällt, was offenbar durch eine sekundäre Ineinanderschiebung erreicht wurde, so lässt es sich nicht mit Bestimmtheit feststellen, ob die von hier entstammenden wenigen Wurzelfasern des Facialis schon dem sensorischen Oblongatagebiete oder dem mittleren Kerngebiete angehören. Nach Analogie mit den Fischen würden sie aber als sensorische Wurzelfasern des Facialis zu deuten sein, da ja das mittlere Kerngebiet bei dem Ursprung des Facialis der Fische keine Rolle spielt, dafür bei ihnen aber das innere sensorische Oblongatagebiet von dem äußeren sich zum Theil sehr gut sondert und dann außerdem einem Wurzeltheil des Trigeminus, hauptsächlich dem Facialis, zum Ursprung dient. Dieses Gebiet ist aber bei Emys sehr reducirt und auch die betreffende Trigeminuswurzel kommt in Wegfall.

Die Zusammengehörigkeit des Acusticus mit dem Facialis als metameren Nerven giebt sich somit auch bei den Reptilien bezüglich der medullaren Ursprungsverhältnisse eben so deutlich zu erkennen, wie bei den Fischen. Hierbei stellt der Acusticus den sensorischen und der Facialis hauptsächlich den motorischen Wurzeltheil des ursprünglichen metameren Nerven dar.

Auch bei den Reptilien lässt sich ein rostraler Trigeminus als erster, von einem caudalen als zweiter Trigeminus sondern.

Der Abgang des zweiten Trigeminus, welcher der sensorischen Hälfte des metameren Nerven, noch gut erhalten bezüglich seiner Ursprünglichkeit jenen der Selachiern entspricht, liegt an dem caudalsten Ende der Verwachsungsstelle des Kleinhirns mit der Oblongata. Das sensorische Oblongatagebiet (Fig. 30 *ok*) ist an dieser Stelle sehr ansehnlich entwickelt, wenngleich eine Cerebellarleiste fehlt. Diese mächtige Entfaltung wird durch den mächtigen zweiten Trigeminus bedingt. Eben so wie der erste Trigeminus verlässt auch der zweite mit zwei ungleich starken Wurzeln die Oblongata. Diese Wurzeln vereinigen sich dann alsbald in dem Trigeminusganglion. Wenn wir von der ventralen Wurzel absehen, die, wie unten zu erörtern sein wird, sich wahrscheinlich aus dem Facialis abgetrennt hat, so hat der zweite Trigeminus bei seinem Ab-

gange (Fig. 30 *V″b*) eine ausgesprochen dorsale Lage, ganz so, wie bei den Selachiern. Er tritt mit zahlreichen, horizontal über einander liegenden und von einander durch schichtenweise gelagerte Längsfasergruppen getrennten Wurzelportionen aus der Oblongata. Diese Wurzelportionen verzweigen sich extramedullär sofort zu einem mächtigen Stamm, der sich in das spinale Ganglion des Trigeminus versenkt. Die längsverlaufenden Faserschichten sind zum Theil solche Wurzelfasern, die am caudalwärtigen Ende des zweiten Trigeminus in den Stamm einbiegen und stammen zum guten Theil aus dem Kleinhirn, was schon daraus hervorgeht, dass sie in dem Ursprungsgebiet des ersten Trigeminus als konsolidirte Bündel fehlen. Auf horizontalen Längsschnitten (Fig. 38) lässt sich feststellen, dass diese Wurzelbündel, jederseits aus dem ventralsten Theil des Kleinhirns stammend, nach außen und caudalwärts biegen, um die Wurzel des zweiten Trigeminus zu erreichen. Sie werden gebildet durch Einzelfasern, die aus PURKINJE'schen Zellen des Kleinhirns stammen und aus solchen, die aus den Ganglienzellen des Spinalganglions in das Kleinhirn gerathen und sich dort in ihre Endäste auflösen.

Abgesehen nun von dem Kleinhirnursprung, bezieht der zweite Trigeminus eine große Menge von Wurzelfasern aus den Ganglienzellen des sensorischen Oblongatagebiets und zwar sowohl von kleinen Zellen als auch von den großen Zellen des großzelligen sensorischen Kernes. Die Zellen dieses Kernes sind diffuser angeordnet als jene der Fische, doch liegen sie an gleicher Stelle (vgl. Fig. 30 mit I. Th. Textfigg. 14, 15). Die übrigen Wurzelfasern sind centripetale Fortsätze spinaler Ganglienzellen, die, in das sensorische Gebiet der Oblongata gelangend, sich in dessen centralem Nervennetz auflösen.

Die ventrale recht dünne Wurzel des zweiten Trigeminus (Fig. 30 *V″a*) gelangt von dem gleichseitigen Funiculus posterior und von den beiderseitigen Ventralhörnern herstammend als kompaktes Bündel ventralwärts von der dorsalen Wurzel nach außen. Er legt sich dem Spinalganglion fest an. Es entspringt diese ventrale Wurzelportion aus den Ganglienzellen der Ventralhörner beider Seiten und es gesellen sich diesen Wurzelfasern auch solche aus den beiderseitigen Funiculi posteriores und selbst aus der hier gut umgrenzten inneren Lateralbahn (*ill′*) an. Sie ist somit rein motorisch, erinnert sehr lebhaft an den Facialisursprung.

Auf caudalwärtigen Querschnitten durch diese Wurzel erkennt man, dass laterodorsal von jedem Funiculus posterior (Fig. 31 *fp*) einzelne mehr oder weniger große Ganglienzellen liegen, unter denen sich

eine (*rz*) durch besondere Größe auszeichnet. Sowohl die Lage dieser Zellen jederseits als auch das Verhalten ihrer Achsencylinderfortsätze bezeugen es, dass wir es mit den Homologa der MAUTHNER'schen Zellen der Holocephali und Teleostei zu thun haben. Eben so wie dort (I Th. Textfig. 18) giebt auch hier diese Zelle einen mächtigen Achsencylinder in die ventrale Trigeminuswurzel ab und es gelangt wie dort von ihr aus ein Achsencylinderfortsatz in die innere Lateralbahn (*ill'*). Ferner begiebt sich ein Achsencylinderfortsatz dieser Zelle in den gleichseitigen Funiculus posterior, um dort zu einer längsverlaufenden mächtigen Faser zu werden, die jedoch nicht den kolossalen Durchmesser einer MAUTHNER'schen Faser erreicht, und auch nie jene konstante Lage wie jene innehält[1].

Durch das Vorkommen dieser MAUTHNER'schen Zelle lässt sich auch feststellen, mit welcher Wurzelportion der Fische die eben beschriebene ventrale Wurzelportion des zweiten Trigeminus zu vergleichen ist. Sie ist direkt vergleichbar mit dem unteren Wurzeltheil der mittleren Wurzelportion des Trigeminus der Forelle, in den hinein ja auch die MAUTHNER'sche Zelle einen Achsencylinderfortsatz entsendet.

Bei den Knochenfischen zerfällt, wie wir dies aus dem ersten Theil dieser Studien wissen, der zweite mächtige Trigeminus in zwei Wurzelportionen und darum treten sekundäre Zustände ein, mit denen wir die Verhältnisse der Reptilien des Weiteren nicht vergleichen möchten.

Die Zustände bei den Selachiern gestatten auch diesbezüglich besser einen Vergleich. Wir wissen, dass der dorsal vom motorischen Trigeminus gelegenen Trigeminuswurzel, also der sensorischen Wurzelportion des metameren Nerven, die dem zweiten Trigeminus der Teleostier und Reptilien entspräche, kein motorischer Wurzeltheil zukommt. Der Facialis entspringt ferner bei Scyllium mit einer dorsalen sensorischen Wurzel (I. Th. Textfig. 15 *VII.a*), die aus dem inneren Theil des sensorischen Oblongatagebietes stammt, und mit einer rein motorischen ventralwärtigen. Beide Wurzeln liegen in gleicher Querebene. Es kommt also der dorsalen Trigeminus-

[1] Ich habe bloß einen Achsencylinderfortsatz aus dieser Zelle in den Funiculus posterior ziehen sehen, was jedoch noch die Möglichkeit einiger weiterer solcher Achsencylinder nicht ausschließen würde. Trotzdem könnte KÖPPEN (13, pag. 498), der diese Zellen nicht kannte, mit seiner Annahme kaum Recht behalten, dass den MAUTHNER'schen Fasern ein ganzes Bündel von Längsfasern im Funiculus posterior der Reptilien entspräche.

wurzel des Selachiers keine ventrale motorische Portion zu, während dem zweiten Trigeminus der Reptilien und der Knochenfische eine solche in der oben erörterten Wurzel eigen ist. Es wäre darum leicht möglich, ja es ist höchst wahrscheinlich, dass diese motorische Wurzelportion des Trigeminus der Teleostier und der Emys erst sekundär aus dem Facialis sich abtrennte und dem Trigeminus sich anschloss. Diesbezügliche ontogenetische Untersuchungen an Reptilien dürften in dieser Frage Klarheit bringen.

Der erste Trigeminus verhält sich konstanter bezüglich seines Ursprunges wie der zweite. Hierfür liefern außer den diesbezüglichen Verhältnissen der Knochenfische auch jene von Vertretern der Reptilien einen Beweis; immerhin sind sie schon etwas modificirt und lassen sich nicht direkt an jene von Scyllium anreihen. Das Einbiegen massenhafter Kleinhirnwurzelfasern bedingt hauptsächlich diese Modifikation, die lebhaft an die gleichen Verhältnisse von Salmo erinnert. Man kann wohl anstandslos annehmen, dass die Kleinhirnwurzelfasern älterer Squaliden, die, wie wir es ja aus dem ersten Theil dieser Studien wissen, bei diesen Urformen sich ausschließlich in der oberen sensorischen Wurzel des noch einheitlich ursprünglichen Metamernerven sammeln, bei den Knochenfischen und Reptilien zum Theil der motorischen Wurzel sich anschlossen. Hierdurch werden jene bei den Squaliden gewahrten ursprünglichen Verhältnisse in dem Grade verwischt, dass die Zusammengehörigkeit der beiden Trigemini als obere und untere Wurzel desselben metameren Nerven nicht mehr zum Ausdruck gelangt. Diese Veränderung wurde aber selbstverständlich unabhängig von einander bei Knochenfischen und Reptilien erreicht und es sind auch verschiedene Faktoren, welche als verschiedene Ursachen dasselbe Endresultat erzielen ließen. Bei den Reptilien war eine Rostralwärtsverschiebung des protrigeminalen Hirnbodens der Grund dieser Modifikation.

Der erste Trigeminus von Emys besitzt eine obere mächtige (Fig. 29 *V'b*) und eine ventrale (*V'a*) schmälere Wurzel. Die dorsale Wurzel versenkt sich alsbald nach ihrem Abgange aus der Oblongata in das gemeinsame Trigeminusganglion (*gV*), welches somit sowohl die zweite sensorische Trigeminuswurzel (Fig. 30 *V''b*) als auch die obere Wurzel des ersten Trigeminus in sich vereinigt (Fig. 38 *gV*). Anders verhält es sich mit der motorischen Wurzel des ersten Trigeminus, denn diese (Figg. 29, 40 *V'a*) legt sich dem Ganglion ventralwärts nur innigst an und zieht dann in der bekannten Weise rostralwärts.

Die sensorische Wurzel führt Wurzelfasern, die ihren Ursprung in dem sensorischen Oblongatagebiete haben (Fig. 29 *ok*); diese sind entweder Achsencylinder kleiner Ganglienzellen — der großzellige sensorische Kern reicht nicht bis in diese Gegend — oder es sind centripetale Fortsätze von Spinalganglienzellen, die sich hier auflösen. Eine große Zahl von Wurzelfasern gelangt aus dem Kleinhirn (*Kh*) in den Nervenstamm. Diese kommen entweder aus der gleichseitigen Kleinhirnhälfte oder, indem sie von der anderen Seite herüberbiegen und auf diese Weise die Trigeminuskommissur (*V.com*) ventral im Kleinhirn erzeugen, aus der anderseitigen Kleinhirnhälfte. Alle diese Fasern durchsetzen bündelweise die Körnerschicht des Kleinhirns. Selbstverständlich gelangen auf diesen Wegen auch centripetale Fortsätze von Spinalganglienzellen in das Kleinhirn. Ein Theil von Kleinhirnfasern (*h*) biegt aber nicht in die Nervenwurzel ein, sondern wie überall in der Oblongata durchsetzt er auch hier, stets eine ganz periphere Lage beibehaltend, die Wurzel intermedullär und gelangt auf diese Weise ventralwärts, um sich hier mit gleichen Fasern der anderen Seite unter der Raphe zu kreuzen.

Die motorische Wurzel verhält sich genau so, wie dies für die Fische im I. Theil genauestens beschrieben wurde; sie bezieht also Wurzelfasern sowohl aus dem mittleren als auch aus dem ventralen Kerngebiete und da diese Gebiete motorisch sind, so ist die ganze Wurzel als solche zu betrachten. Vor Allem ist es der vordere obere motorische Trigeminuskern (Fig. 29 *V' mk''*), welcher sich aus dem mittleren Kerngebiete eingeschoben hat (I. Th. pag. 436—437), der einer großen Anzahl von Wurzelfasern des Trigeminus zum Ursprunge dient. Die einzelnen Zellen verhalten sich bezüglich ihrer Fortsätze genau so, wie ich dies für Salmo nach Golgischen Präparaten ausführlichst beschrieben habe; auch ist die Anordnungsform der Zellen jener ganz gleich. Es gelangen die Wurzelfasern aus beiden Ventralhörnern sowie aus beiden Funiculi posteriores in diese motorische Wurzel, was auf der Abbildung (Fig. 29) deutlich zu sehen ist. Ferner ist es die rostrale Fortsetzung der dorsolateralen Längsbahn, welche caudalwärts von dieser Wurzel in dieselbe einbiegt, ob sie aber diese bloß durchsetzend sich in das Gasser'sche Ganglion begiebt, habe ich nicht verfolgt. Zu diesem Zwecke zweigt sich dieses unter dem Namen »absteigende Trigeminuswurzel« bekannte Bündel aus dem gemeinsamen Längsstrang der inneren Lateralbahn und der dorsolateralen Längsbahn (Fig. 32 *rd+ill*) in der Gegend des zweiten Trigeminus ab, und

geräth peripherwärts unter die Wurzel des zweiten Trigeminus (Fig. 30 *rd*). Weiter rostralwärts biegt es dann in den ersten Trigeminus ein, ganz so wie bei den Fischen.

Der motorische Theil des ersten Trigeminus erhält aber auch noch eine andere Wurzel, die scheinbar zuerst bei den Reptilien[1] auftritt. Es liegt nämlich unweit und ventral vom Trochleariskern (Fig. 27, 40 *V″mk″*) ein ziemlich großzelliger Kern, der ebenfalls zur Vermehrung der Wurzelfasern des Trigeminus beiträgt. Er liegt ziemlich peripherwärts und ist von außen bloß von Fasern der gekreuzten lateralen Associationsbahn des Tectum opticum, dem tiefen Mark oder der Schleifenbahn der Autoren (*amb*) überdeckt. Caudalwärts ist er vom vorderen oberen motorischen Kern getrennt (Fig. 40). Ich möchte ihn den rostralen Trigeminuskern nennen. Aus diesem Kern entspringen Wurzelfasern, die caudalwärts verlaufend in die ventrale Wurzel des Trigeminus einbiegen (Fig. 40 und 28 *V″k*), dann aber auch solche, die (Fig. 40 *V″k*) zuerst rostralwärts ziehen, dann unter den Trochleariskernen gelegen nach innen biegen und hinter den Interpeduncularganglien sich mit denen der anderen Seite kreuzend, zum anderseitigen rostralen Trigeminuskern gelangen[2]. Es wäre möglich, dass ein Theil dieser Fasern nur Netzfortsätze von Ganglienzellen des anderseitigen Kernes sind, die dann die beiden Kerne unter einander verbinden würden; ein Theil von ihnen scheint aber den anderseitigen Kern zu durchsetzen und direkt in den Trigeminus zu gelangen. Ich habe über diesen Punkt nichts Sicheres ermitteln können. Genaueren Aufschluss müsste hierüber die Untersuchung mittels der Golgi'schen Methode bei Embryonen gewähren. Ich übergehe somit hier diesen Punkt und möchte bloß das feststellen, wie der rostrale Kern, der in dieser Form bei den Fischen noch nicht vorkommt, aufzufassen sei.

Wenn wir einen Blick auf die Figuren 33 und 34 in dem I. Theil dieser Studien werfen, welche Abbildungen nach horizontalen Längsschnitten der Oblongata der Forelle gezeichnet wurden, so erkennen wir deutlich, dass aus dem oberen vorderen motorischen Kern des Trigeminus Fasern auch auf die anderseitige Markhälfte durch die vordere Querfaserung hindurch gelangen. Diese Kreuzungsstelle liegt hier weit hinter den Interpeduncularganglien. Es ist nun kaum

[1] Bei den Amphibien habe ich nicht danach gesucht.

[2] Diese gekreuzte Wurzel oder Bahn hat Edinger (5) richtig in seine Fig. 7 Taf. III für Lacerta eingetragen.

zweifelhaft, dass durch die starke Vorwärtsverschiebung des protrigeminalen Hirnbodens der Amnioten, wodurch später auch die Brückenkrümmung entsteht, diese Kreuzung und auch der bezügliche Theil des oberen vorderen motorischen Trigeminuskernes rostralwärts verlegt wurde und auf diese Weise jene eben erörterten Zustände bei Emys erreicht wurden. Gleiche diesbezügliche Zustände finden sich ja auch bei den Säugethieren und es möge dort dieser Punkt weitere Erörterung finden.

Die Ursprungsverhältnisse des Trigeminus von Emys verglichen mit jenen der Fische ergiebt, dass der vordere Trigeminus von Emys und der Teleostier mit jenem der Squaliden nicht gleichgestellt werden kann, sondern dass ein Theil der dorsalen sensorischen Wurzel bei Emys nach rostralwärts verschoben wurde und so sekundär mit der ursprünglichen vorderen Wurzel sich vereinigte. Ich habe schon im I. Theil darauf hingewiesen, dass möglicherweise die stark rostrale Lage des ersten Trigeminus bei den Salmoniden ein ursprüngliches Verhalten darstellen dürfte. Es würden dann diese Verschiebungen der Trigeminuswurzeln bei Emys und Salmo nicht durch dieselben Umstände bedingt worden sein.

Der Trochleariskern der Squaliden ist durchaus einheitlich und hat seinen Zusammenhang mit dem mittleren Kerngebiet auf das Innigste gewahrt (I. Theil pag. 510—511), doch erfolgte aus diesem einheitlichen Kern schon bei älteren Knochenfischen durch eine fortschreitende Differenzirung eine Abspaltung in einen inneren und den runden Trochleariskern (I. Theil pag. 503—510). Da dieser runde Kern vielfache Verbindungen mit dem Tectum opticum eingeht, so dürfte seine Abspaltung möglicherweise auch durch dieses beeinflusst worden sein. Der innere Trochleariskern steht aber auch bei jenen Knochenfischen, wo diese Differenzirung sich vollzog, mit dem vorderen oberen Trigeminuskern, der ja auch als ein eingeschobener Abschnitt aus dem mittleren Kerngebiet sich herausstellte, in Zusammenhang. Auch bei Emys hat sich eine ähnliche Differenzirung des Trochleariskerns vollzogen, doch in so fern in einer anderen Weise wie bei den Teleostiern, als bei Emys hauptsächlich der äußere, dem runden Trochleariskern der Teleostier vergleichbare Theil den innigen Zusammenhang mit dem Trigeminus, aus welchem Nerven ja der Trochlearis sich abgespalten haben wird, gewahrt hat. In der rostralen Gegend des Trochlearis, an der Stelle, wo der rostrale Trigeminuskern (Fig. 27 *mk''*) sich findet, lagert zwischen

diesem und dem caudalen Ende des runden Trochleariskernes (*IVmk'''* und Figg. 6—9 *IVmk'''*) ein Bündel von Fasern, das durch die gekreuzte laterale Associationsbahn des Tectum opticum (*amb*) stellenweise getrennt ist. Es ist schwer zu entscheiden, wie weit dieser Kern noch dem Trochlearis angehört und wie weit er dem eingeschobenen Trigeminuskern (*V'mk''*) zuzurechnen sei, denn sowohl aus dem runden Trochleariskern als auch aus jenem Trigeminuskern gelangen Fasern in denselben. Er wird eben als ein Theil des mittleren Kerngebietes aufzufassen sein — und diese Auffassung lässt sich mit den Verhältnissen bei den Fischen sehr gut in Einklang bringen —, der den Zusammenhang zwischen dem runden Trochleariskern und dem rostralen Trigeminuskern aufrecht erhält.

Der runde Trochleariskern rundet sich hinter dem Tectum opticum vollständiger ab (Fig. 28 *IVmk'''*). Hierdurch, sowie durch den Umstand, dass er große Ganglienzellen führt, hebt er sich seiner Umgebung gegenüber scharf ab. Es zieht aus ihm ein ansehnliches Bündel medianwärts und trifft mit jenem der anderen Seite zusammen (Fig. 38*c*). Ich überlasse es zukünftigen Untersuchern, darüber zu entscheiden, ob dieses Bündel bloß Verbindungsfasern zwischen den beiden Trochleariskernen in sich führt oder auch Wurzelfasern aus demselben mit ihm in den anderseitigen Trochlearisstamm gelangen.

Aus dem runden Kern entspringt eine ansehnliche ungekreuzte Trochleariswurzel (Fig. 43 *IV*), der sich dann die gekreuzte Trochleariswurzel anschließt (*IV'*) und auf diese Weise der Trochlearisstamm zu Stande kommt.

Mit dem runden Kern des Trochlearis tritt auch bei Emys der Lobus opticus in vielfache Connexbeziehungen und es sind nicht nur vertikal aus dem Tectum heruntergelangende Bündelchen, welche diesen Anschluss vermitteln (Fig. 27), sondern auch eine horizontale Längsfaserschicht (Fig. 43 *amb*) vermittelt dies. Viele Fasern aus dem Tectum ziehen freilich lateralwärts gelegen an diesem Kerne bloß vorbei (Fig. 28 *amb*), um in ventrale Lagen der Oblongata zu gelangen.

Der innere Trochleariskern (Fig. 43 *IVmk'*) ist als eine direkte Fortsetzung des mittleren Kerngebietes zu betrachten und erinnert in dieser Beziehung ganz an die Selachier. Nur caudalwärts rückt dieser Kern etwas nach lateralwärts gegen den runden Kern (Figg. 28, 38, 43 *IVmk'*). Der innere Trochleariskern ist es auch, der zum größten Theil den gekreuzten Trochlearisfasern zum Ursprung dient

(Fig. 28, 43 *IV'*). Diese sammeln sich dann von rostralwärts nach caudalwärts, sich allmählich mit einander vereinigend, zu einem ansehnlichen Bündel, das nach erfolgter Kreuzung mit jenem der anderen Seite lateralwärts zieht und sich der stärkeren ungekreuzten Wurzel anlagert. Ein kleines Bündel (Fig. 28 π) legt sich jederseits, aus dem inneren Kern kommend, der anderseitigen gekreuzten Wurzel an. Ich will es unentschieden lassen, ob es sich hier möglicher Weise auch um einen ungekreuzten Ursprung aus dem inneren Kern handelt.

Der jederseitige innere Kern enthält einen Verbindungsstrang aus dem Tectum opticum (Fig. 28 mit violett) und die Verbindung zwischen den beiderseitigen Kernen erfolgt durch ein Querbündel (*S*), der aber als ein Bestandtheil der ventralen Querfaserung nicht ausschließlich diesem Zwecke dient. Die Beziehungen des Trochlearis zum Kleinhirn sind dieselben wie bei den Fischen.

Wir hätten nun von den metameren Nerven noch den Ursprung des Oculomotorius zu besprechen. Bei Salmo konnte festgestellt werden, dass der Oculomotorius als selbständig metamerer Nerv (I. Theil pag. 520) aus allen drei Kerngebieten Wurzelfasern bezieht und somit auch sensorische Theile in sich führt. Als sein sensorisches Gebiet konnte der jederseitige Torus, eine in dieser Form eigenartige Bildung der Knochenfische, ermittelt werden. Bei den Haien sind die drei Kerngebiete nicht so scharf markirt und an diese Zustände reihen sich jene von Emys an. Wie bei den Fischen, so beginnt auch bei Emys die Säule des ventralen Kernes weit caudalwärts von dem Abgange des Oculomotorius, in der vorderen Gegend des Trochlearis. Es ist hier eine Gruppe großer motorischer Ganglienzellen (Fig. 27 *IIIuk*), die oberhalb der Funiculi posteriores auf jeder Seite lagert und lateralwärts dem mittleren Kerngebiet, das hier den medianen Theil des inneren Trochleariskernes bildet, nicht nur fest anliegt, sondern in diesen sich auch kontinuirlich fortsetzt (Fig. 27). Hier befindet sich auch noch ein rostraler Theil der Trochleariskreuzung (*IV com*) und dorsalwärts stößt an das mittlere Kerngebiet jederseits das etwas ovale hintere Ganglion lobi optici (*glo*). Weiter rostralwärts, aber noch hinter dem Abgange des Oculomotorius und an der Stelle, wo sich bereits der Sulcus interencephalicus befindet (Fig. 26 *sinte*), lagern die großen Zellen des ventralen Oculomotoriuskernes (*III uk*) in Form einer mehrzelligen Schicht dem Ependym fest an und stoßen auch hier an das mittlere Kerngebiet, welches sich dann ähnlich wie bei den Haien in die untere

Ganglienzellschicht des Lobus opticus kontinuirlich fortsetzt. Die Funiculi posteriores haben sich in dieser Gegend bereits in viele Einzelbündel aufgelöst (*fp*), welche, eine breite Schicht bildend, nach außen der Ganglienzellschicht des ventralen Oculomotoriuskerns anlagern. Es haben sich aber diesen Längsbündeln aus dem ventralen Oculomotoriuskern lateralwärts schon mehrere nach vorn zu gerichtete Wurzelbündel angelagert (Fig. 27 *m*), die freilich in der Gegend des Sulcus interencephalicus als solche auf Querschnitten von den Bündeln des Funiculus posteriorus nicht mehr zu unterscheiden sind (Fig. 26). Etwas weiter nach vorn vor dem hinteren Ganglion lobi optici (Fig. 6, 7, 8) befindet sich dann der Abgang des Oculomotorius aus dem Hirn. Auch hier (Fig. 25) behält um den Sulcus interencephalicus herum der ventrale Oculomotoriuskern (*IIIuk*) seine frühere Form in Gestalt einer mehrzelligen Ganglienzellschicht um das Ependym des Sulcus herum, und auch die Funiculi posteriores befinden sich, durchsetzt von zahlreichen vertikalen Faserbündeln aus dem Tectum opticum, die hier unter dem Sulcus interencephalicus ein Kreuzungsbündel (*c.an'*) bilden, in ihrer früheren Lage. Aus diesem ganzen Kern sammeln sich Wurzelfasern zu vertikalen Bündeln, die ventralwärts ziehend, das ganze Kommissurensystem unterhalb vom Sulcus interencephalicus durchsetzen und erst außerhalb des Hirnes sich zu einem einheitlichen Oculomotoriusstamm (Fig. 25 violett) vereinigen. Etwas weiter rostralwärts (Fig. 24), bereits in der Gegend der Commissura posterior (*c.p*), sind nur noch wenige Zellen des ventralen Oculomotoriuskerns vorhanden, die nur einigen wenigen Wurzelbündeln zum Ursprung dienen (violett).

Die meisten Wurzelbündel des ventralen Oculomotoriuskerns bleiben auf derselben Markhälfte und sind somit ungekreuzt und nur ein verhältnismäßig geringer Theil derselben kreuzt sich unter dem Sulcus interencephalicus, um dann sofort in den Oculomotoriusstamm sich zu versenken.

Dem lateralsten Wurzelbündel aus dem ventralen Oculomotoriuskern schließen sich auch solche Wurzelbündel an, die aus dem mittleren Kerngebiet herrühren, doch sind diese von jenen nicht recht zu trennen. Sie ziehen gleich jenen aus dem ventralen Kern und mit diesen in mehreren neben- und hinter einander (Fig. 8, 9*III*) gelegenen Bündeln in den Nervenstamm.

Bei der großen Gedrungenheit des Nervensystems von Emys konnte an Weigert'schen Präparaten nicht festgestellt werden, ob auch aus dem mittleren Kerngebiet gekreuzte Wurzelfasern in den

Oculomotorius gelangen, was aber nach dem Verhalten bei den Fischen anzunehmen ist.

Wie oben angeführt wurde, konnte bei der Forelle als sensorisches Gebiet für den Oculomotorius der jederseitige Torus semicircularis ermittelt werden, doch ist bei den Haien als primäreren Formen dieses Gebiet nur ganz undeutlich markirt. Es frägt sich nur, wo dieses Gebiet bei Emys zu suchen wäre. Da ich auf GOLGI'schen Präparaten diese Frage nicht verfolgt habe, so kann ich nur vermuthungsweise hierüber mich äußern. Der Lage nach wäre es wohl möglich, dass das hintere Ganglion lobi optici (Figg. 8, 9, 10, 26, 27 *glo*) bis zu einem gewissen Grade in dieser Richtung betheiligt wäre. Ich sage nur bis zu einem gewissen Grade, denn aus diesem Ganglion entspringen auch Wurzelfasern für den Opticus, wie wir dies bei den Säugethieren in der nächstfolgenden Studie sehen werden. Entweder verhält sich also auch bei den Reptilien dieses Ganglion bereits so wie bei den Säugern, oder es ist bei letzteren ein Plus zu diesem Ganglion hinzugetreten.

A. Das Längsfasersystem des chordalen Hirns.

Bei den Fischen habe ich das Verhalten des Funiculus longitudinalis posterior ausführlichst beschrieben. Als Resultat gilt Folgendes: Die meisten der Einzelfasern dieses paarigen Bündels stammen aus Ganglienzellen der Ventralhörner oder, so weit es sich auf die Oblongata bezieht, aus dem vorderen Ende der Säule dieser Hörner, welche die ventrale Kernzone für die metameren Kopfnerven darstellt. Es sind das Fasern, die entweder zu peripheren Nervenwurzeln werden oder als Netzfortsätze in verschiedenen Höhen des ventralen Gebietes oder in verschiedenen Gebieten des Centralnervensystems überhaupt sich auflösen und so den Zusammenhang motorischer Bezirke mit anderweitigen Centren herstellen. Beide Arten von Fortsätzen können auf derselben oder der anderen Seitenhälfte des Centralorgans ihren Verlauf nehmen und so gekreuzt oder ungekreuzt sein; auch können beiderlei Fasern einen rostralen oder caudalen Verlauf einhalten bevor sie aus dem Centralnervensystem treten oder sich dort verästeln. Die Fasern der MAUTHNER'schen Zellen folgen auch diesem Gesetz. Da ferner der Beginn der Ventralhornsäule im Tuberculum impar superius liegt, so reicht das vordere Ende der Funiculi posteriores bis dorthin, doch geben die vordersten Zellen auch Netzfortsätze ab, die weiter in den Infundi-

bulartheil des Zwischenhirns hineinreichen. Eine weitere Bereicherung erhalten die ventralen Abschnitte der Funiculi posteriores durch gekreuzte und ungekreuzte Fasern aus dem Lobus opticus, welche Faserbündel ich gekreuzte und ungekreuzte rostroventrale Associationsbahnen des Tectum opticum nannte. Die Fasern stammen aus großen Ganglienzellen des Tectum opticum, deren Summe den Namen Nucleus corticalis führt. Diese Bahnen fasse ich in dem Sinne auf, dass ihre Einzelfasern Netzfortsätze vorstellen, die das Tectum mit bestimmten motorischen Centren der Oblongata und vielleicht auch des Rückenmarkes verbinden (I. Theil pag. 532 bis 540).

Der jederseitige Funiculus posterior von Emys verläuft in der bekannten Lage jederseits lateralwärts von der sogenannten Raphe (Fig. 27—30, 32—34 und 38—40*fp*). Hierbei ist er in der Trochlearisgegend weniger mächtig (Fig. 28), nimmt dann in der Trigeminusgegend zu (Figg. 29, 30), behält diese Mächtigkeit auch in der Acustico-Facialisgegend bei (Fig. 32), um dann in der Vagusgegend wieder etwas abzunehmen (Fig. 33). Bis zur rostralen Oculomotoriusgegend lagern die beiden Bündel in der bereits beschriebenen Weise an den Wänden des Sulcus interencephalicus nach lateralwärts den ventralen Oculomotoriuskernen an, doch nehmen sie in der Oculomotoriusgegend proximalwärts an Mächtigkeit immer mehr ab, bis sie dann in der vordersten Gegend des Sulcus eine rein ventrale Lage einhaltend, nur noch als zarte Bündelchen jederseits das Tuberculum impar superius erreichen (Figg. 10, 11*fp'*) und in demselben allmählich ausklingen.

Edinger (7) giebt an, dass in dieser Gegend lateralwärts ein großzelliger Zellenhaufen sich befände, und zeichnet diese auch von Zamenis. Er nennt diesen Kern Nucleus funiculi dorsalis. Dieser Kern kommt in der Form wie bei Zamenis bei Emys nicht vor, und es ist darum und hinsichtlich der Verhältnisse bei den Fischen anstandslos anzunehmen, dass es sich bei Zamenis bloß um eine Verdichtung des ventralen Oculomotoriuskerns, der ja zugleich das rostrale Ende des Ventralhornes ist, handelt. Aus diesem Grunde möge auch Edinger's Bezeichnung gemieden werden.

Ein Nucleus corticalis wie bei den Teleostiern findet sich bei den Selachiern nicht, und hierin schließt sich Emys abermals den Selachiern an. Immerhin ist die Tuberculark reuzung[1] (Fig. 25 *L*)

[1] Lemniscus Köppen's.

vorhanden, doch allerdings liegt sie jetzt weiter caudalwärts und also hinter dem Tuberculum impar. Dies lässt sich wohl durch die große Streckung des Bodens von dem Sulcus interencephalicus erklären, wodurch dann diese Kreuzung auf den Boden desselben zu liegen kommt (Fig. 10, 11 *L*). An der caudalen Wand des Sulcus ist diese Kreuzung auf Querschnitten am besten erkennbar (Fig. 25 *L*), weiter rostralwärts treten im Tuberculum impar auch schon andere Kreuzungsfasern hinzu, warum dort diese Kreuzung nicht mehr von anderen Querbündeln zu sondern ist. Darum möchte ich mich bei ihrer Beschreibung an die Verhältnisse jener Gegend halten, an der eben dieses Bündelsystem am klarsten zu verfolgen ist. Es lässt sich von seiner Kreuzungsstelle an als eine von der inneren Ganglienzellschicht des Tectum opticum nach außen gelegene durchaus zusammenhängende Faserlage (Fig. 25 *L*, *L'*) bis hinauf zum Dachkern des Tectum (*dk*) verfolgen und es ersetzt somit der Dachkern den Nucleus corticalis der Teleostier. Denn gleich letzterem, der freilich eine ventrolaterale Lage hat, dient dieser Dachkern nur in seinem rostralen Ende den Fasern des gekreuzten und ungekreuzten rostralen Associationssystem vom Tectum opticum zum Ursprunge.

Der Dachkern wurde von Rohon bei Selachiern zuerst gesehen und bei Reptilien seither mehrmals beschrieben. Nach eigenen Beobachtungen an Emys reicht der Dachkern nicht bis zur Commissura posterior, sondern endet schon eine gute Strecke früher. Er liegt Anfangs (Fig. 25 *dk*) als paarige Zellgruppe jederseits medianst in der inneren Zellschicht des Tectum und wird jederseits von 4—6 großen multipolaren Zellen gebildet; weiter hinten ist er unpaar und liegt in der Mittellinie des Tectum (Fig. 26 *dk*), in welcher Lage er bis nach hinten reicht und noch oberhalb der Trochleariskreuzung vorhanden ist (Fig. 27 *dk*). Er dient sehr kräftigen Fasern zum Ursprung und es entsenden Zellen aus der einen Seitenhälfte auch Fasern in die anderseitige Hälfte der rostralen Associationsbahn. Damit soll aber nicht behauptet werden, dass zur Vermehrung der Fasern dieses Bündels nicht auch andere Zellen aus der inneren Ganglienzellschicht des Tectum beitragen würden, nur ist es hauptsächlich dieser Kern, der zum Ursprung jenes Bündels dient. Es finden sich nämlich auch lateralwärts von dem Dachkern, und zwar von diesem etwas entfernt, größere Ganglienzellen in der Zelllage (Figg. 25, 26) und diese könnten möglicher Weise an der Vermehrung des Bündels auch Theil nehmen.

Das eben beschriebene Bündelsystem ist ein gekreuztes, doch

ziehen auch wenige ungekreuzte Fasern ventralwärts an den gleichen Bestimmungsort wie die gekreuzten Fasern. Sie gelangen beiläufig in der Längsmitte der Oculomotoriusgegend in die ventrale Hälfte der Funiculi posteriores, um dann von da an zwischen den ventralen Bündeln dieses Längssystems der weiteren Beobachtung zu entgehen.

Der gekreuzte Theil dieses Bündelsystems[1] wurde bei Lacerta

[1] Nicht zu verwechseln mit dieser Bezeichnung der Fasciculi posteriores aus dem Tectum opticum wäre ein anderer vermeintlicher Zuschuss, über den zuletzt EDINGER (5) sich ausführlicher bei den Reptilien geäußert hat. Wie wir schon erwähnt haben, trennt EDINGER seinen Kern des Funiculus posterior (Funic. longit. dorsalis) von unserem ventralen Oculomotoriuskern, wobei er allerdings bemerkt, dass ersterer in der frontalen Verlängerung des Oculomotoriuskernes liegt. Aus diesem Kern des Funiculus posterior würden aber nach EDINGER nur die dicken langen Fasern, welche allerdings die Hauptmasse des Bündels ausmachen, entstehen. »Die allermedialsten Fasern des dorsalen Längsbündels scheinen« aber nach EDINGER »aus anderer Quelle zu stammen, aus einem Kern mit kleinen Zellen, der im Hypothalamus weit ventral dicht neben dem Ventrikel beiderseits im centralen Grau gelegen ist.« Es scheint kaum zweifelhaft zu sein, dass dieser kleinzellige Kern im centralen Höhlengrau des Hypothalamus identisch ist mit unserem Ganglion mediale des Vereinigungsgebietes im Lobus inferior (Fig. 21 *g.l.infer*). Hier verästelt sich aber nach meiner Beobachtung an Emys das ventrale Bündel der Pyramidenbahn (Figg. 8, 9 *p'*), und somit hätte dieses Bündel mit dem eigentlichen Funiculus posterior nichts zu thun.

Einen dorsalen Theil des Funiculus posterior lässt aber EDINGER nach dem Vorgange KÖPPEN's in der Commissura posterior enden, und eben dieses Verhalten ist es, welches ich hier erörtern möchte. Es treten nach EDINGER »an der Stelle, wo die Kommissurfasern diejenigen des dorsalen Längsbündels kreuzen, nicht wie man nach den bisherigen Ansichten erwarten sollte, diese Fasern über die anderen hinweg, sondern die Mehrzahl endet genau da, wo die Faser des dorsalen Längsbündels liegt.

Immer und immer wieder bekommt man den Eindruck, dass hier eine T-Theilung stattfindet, selten beobachtet man Überkreuzungen«. »Es ist mir daher wahrscheinlich geworden, dass aus dem Kerne des dorsalen Längsbündels eine gemeinsame Faser stammt, welche sich theilt in eine absteigende zum Rückenmarke resp. zu Kernen des Mittel- und Nachhirns, und in eine gekreuzte zur Commissura posterior.« »Commissura posterior und dorsales Längsbündel hätten also einen gemeinsamen Kern« (l. c. pag. 181—182). Die T-förmige Theilung von Fasern hat dann nach EDINGER auch S. RAMON Y CAJAL durch Silberimprägnation bei der Eidechse festzustellen vermocht (18). Es wäre also daran nicht zu zweifeln, dass solche T-förmig sich theilende Längsfasern ventral von der Commissura posterior sich befinden und dass ihr innerer Ast in diese Querfaserung geräth. Fraglich ist es bloß, ob jene Längsfasern auch dem Fasciculus posterior angehören. Es muss vor Allem hier darauf aufmerksam gemacht werden, dass jener durch EDINGER abgebildete Sagittalschnitt von Zamenis, auf den er sich beruft (l. c. Taf. II Fig. 1), nur zu deutlich es erkennen lässt, dass das unter der Commissura posterior gelegene Bündelsystem nicht

von Köppen gesehen, gezeichnet und beschrieben (13) unter dem Namen »Faserstrang des inneren Kernes«. Doch unterscheidet Köppen nicht zwischen diesem System als solchem und den anderen gekreuzten Fasersystemen des Tectum, sondern fasst es mit dem ganzen gekreuzten System des Lobus opticus zusammen (l. c. p. 505) und sagt dann: »Dieses große Commissurensystem nach den Ventralsträngen hin, welches schon in der Kleinhirngegend begann, ist dem analog, was wir bei höheren Thieren (Autor meint wohl die Säugethiere, H.) Brücke nennen.« Edinger's Dachkreuzung (6, pag. 111) entspricht auch so ziemlich dem Begriffe Köppen's, da er sich »überall im ganzen Bereiche des Dachkerns« vorfindet. Den großzelligen Dachkern bringt Edinger nicht in Zusammenhang mit diesem Bündelsystem, sondern möchte ihn eher mit jenen großen lateral gelegenen Zellen der Säuger homologisiren, die der Trigeminusfaserung angehören, ohne jedoch dies für bewiesen zu halten (l. c. pag. 113). Bei den Selachiern war ich nicht in der Lage über die wahre Bedeutung des Dachkernes mich zu äußern (I. Theil pag. 513 bis 514) und begnügte mich mit einer Beschreibung seines Baues. Jetzt aber nach dem Bekanntwerden der Verhältnisse bei Emys möchte ich auch dem Dachkern der Selachier dieselbe Bedeutung beimessen. Auch bezüglich der Lage wäre ja eine Homologie nicht zu leugnen. Dass dieser Dachkern aber den Nucleus corticalis der Teleostier ersetzt — beide sind ja Differenzirungen aus der inneren Zelllage des Tectum nur an verschiedenen Stellen — daran lässt sich kaum mehr zweifeln, um so weniger, als ja bei dem Auftreten des einen das Fehlen des andern sich zeigt.

Was die weiteren Associationsbahnen aus dem Tectum opticum in das metamere Hirn betrifft, so habe ich bei der Forelle eine Längsbahn unter dem Namen ventrale Associationsbahn des Tectum opticum beschrieben, welche aus den ventralen Theilen, zum Theil auch aus den caudalen Abschnitten des Nucleus corticalis sich sammelnd und ein Bündel aus der Thalamusgegend des Zwi-

---

dem Funiculus posterior, sondern den Lateralbahnen oder dem mit diesen hier vermengten gemischten Fasersystem des metameren Hirns angehört. Der Funiculus posterior reicht nie so weit hinauf, dass er bis in die Nähe der Commissura posterior gelangen könnte. Es werden somit diese Längsfasern, welche, eine T-förmige Theilung eingehend, mit dem einen Aste in die Commissura posterior gerathen, den Lateralsträngen oder dem gemischten Längsfasersystem zuzurechnen sein. Wahrscheinlich ist es aber, dass es Fasern des gemischten Systems sind, worüber weiter unten noch die Rede sein wird.

schenhirns aufnehmend, sich mit jenem der anderen Seite vor den Interpeduncularganglien in der Commissura ansulata kreuzt, und dann in ventromedialer Lage nach caudalwärts zieht, um hinter der Acustico-Facialisgegend als gedrungenes Bündel aufzuhören.

Ungekreuzte und gekreuzte laterale Associationsbahnen (Schleifenbahnen Aut.) nannte ich wieder diejenigen, die in größeren Mengen aus dem Tectum nach ventrocaudal ziehend, sich, so weit sie dem gekreuzten Theil des Systems angehören, durch die Commissura ansulata auf die anderseitige Markhälfte begeben, um dann als sogenanntes tiefes Mark oder Schleifenbahn ventralwärts zu gelangen. Die rostroventrale und die ventrale Associationsbahn des Tectum opticum setzt dieses mit Gebieten des ventralen motorischen Kerngebietes in Verbindung, das laterale Associationssystem aber hauptsächlich mit Theilen des oberen motorischen Kerngebietes.

War schon bei den Haien nicht möglich eine ventrale Associationsbahn des Tectum opticum von anderen Längsbündeln zu sondern, so gelingt dies bei Emys noch weniger. Der Hauptgrund dafür ist das Auftreten der durch die Ausbildung der Vorhirnrinde bedingten Pyramidenbahn, welche mit jener Associationsbahn gleiche Lage einhaltend, mit ihr sich untrennbar vermengt. Eine sehr geringe Pyramidenbahn wird ja wohl auch den Teleostiern und noch mehr den Selachiern eigen sein und die wenigen Fasern werden auch bei Knochenfischen mit der ventralen Associationsbahn des Tectum gemeinsam verlaufen und innerhalb der in der Vagusgegend sich befindenden ventralen Kreuzung (9, Fig. 1 *c*) sich kreuzend, des Weiteren sich so verhalten wie bei den Amnioten. Es ist jedoch bei den Fischen nicht möglich, diese Pyramidenbahn als solche festzustellen. Dem gegenüber tritt bei den Reptilien mit dem ersten Auftreten einer ausgesprochenen Vorhirnrinde — ihre erste Anlage besitzen ja auch die Selachier — eine bereits als solche gut kenntliche Pyramidenbahn auf (Figg. 7—10 *pyb*), die jedoch besonders in lateralen Gegenden mit den ungekreuzten Systemen der lateralen Associationsbahn sich so vermengt (Figg. 31—33 *amb*), dass sie von diesen nicht zu unterscheiden ist. An sagittalen Längsschnitten lässt es sich jedoch erkennen, dass die Fasern der Pyramydenbahn medianwärts die Commissura ansulata durchsetzend, rostralwärts in das Corpus mamillare gerathen (Fig. 8, 9*p'*) und sich dort völlig auflösen. Ob dabei in der rostralsten Hälfte des postinfundibularen Kommissurensystems eine Durchkreuzung eines Theiles dieser Fasern sich vollzieht, habe ich zwar direkt nicht beob-

achtet, doch ist mir dies stets wahrscheinlich erschienen und ich nehme darum an, dass der vorderste Theil der postinfundibularen Kreuzung (Figg. 10, 11, 23 *c'*) dieser Bahn angehört. Betonen möchte ich aber, dass diese Bahn bei Emys sich in das Vorhirn nicht fortsetzt, sondern sich im Corpus mamillare auflöst.

Eine Pyramidenkreuzung in der Postvagalgegend findet sich hier auch, doch entsprechend der geringen Ausbildung des Systems bleibt sie an Stärke hinter jener der Säugethiere sehr zurück. Sie ist nicht zu verwechseln mit der Kreuzung sogenannter Fibrae arcuatae, die hauptsächlich aus dem Kleinhirn herrühren. Letztere Kreuzung liegt in der Vagusgegend (Fig. 33 *k*), während jene der Pyramide in der Postvagalgegend des Halsmarkes sich befindet (Fig. 34 *pk*).

Von der ungekreuzten lateralen Associationsbahn des Tectum opticum zieht ein starkes und breites Bündel, ähnlich einem Bande, lateralwärts von der Commissura posterior gelegen, ventralwärts (Fig. 8 *amb*). Es entspringt — so weit ein Theil seiner Fasern nicht dort endet — aus dem vordersten Theil der inneren Zellenschicht des Tectum (Figg. 23, 24 *h*), zieht dann ventrocaudal (Figg. 23—25 *amb*) und verschwindet in der hinteren Oculomotoriusgegend als solides Bündel vollständig (Fig. 26). Daraus aber lässt sich ersehen, dass es hauptsächlich dieser Theil des ungekreuzten lateralen Systems des Tectum ist, welches diesen mit den mittleren Kernen der metameren Nerven, als da sind der runde Trochleariskern und der rostrale Trigeminuskern, ferner das mittlere Kerngebiet überhaupt (Fig. 26, 27) in Verbindung setzt. Ich sehe somit meine frühere Behauptung für die Knochenfische, wonach das laterale Associationssystem des Tectum hauptsächlich die Verbindung mit dem mittleren Kerngebiet vermittelt, durch die Verhältnisse bei Emys bestätigt.

Ein anderer Theil des ungekreuzten lateralen Associationssystems geräth als diffuses System in vollständig lateraler Lage nach ventralwärts. Hier möchte ich wieder eine Unterabtheilung unterscheiden, welche vor dem gekreuzten Theile des Systems (Figg. 21, 23, 24 *amb'*) und eine solche, welche hinter diesem (Figg. 26 bis 28 *amb'*) in den ventralsten Bezirk des metameren Gehirns gelangt, um sich dort entweder aufzusplittern oder als Längsfasersystem noch weiter caudalwärts zu ziehen. Unterbrochen sind freilich diese beiden Unterabtheilungen nirgends (Figg. 7—9 *amb'*), nur ist ihre Schicht in der Gegend des gekreuzten Theiles schwächer.

Hinter dem Abgang des Oculomotorius sieht man (Fig. 26), dass

das ganze Fasersystem aus dem Tectum opticum, das ja als solches doch oberhalb der ventralen Zellschicht liegt, in dem ventralen Hirngebiet pinselförmig aus einander fährt und dass der größte Theil in das von mir als gemischtes Längsfasersystem genannte Gebiet (*M*) gelangt. Hier lässt es sich dann schwer entscheiden, welcher Theil sich in dem caudalen Abschnitt der Commissura ansulata (*c.ans*) kreuzt und welcher ungekreuzt in dem Gebiet des gemischten Systems sein Ende findet. Es sind hier aber offenbar auch massenhaft Fasern vorhanden, die aus ventralen Bezirken durch den eben angegebenen Weg hindurch in das Tectum gelangen und sich dort verästeln. Es ist hier somit der gekreuzte Theil des Associationssystems von dem ungekreuzten nicht zu trennen.

Der gekreuzte Theil des Systems ist am massenhaftesten in der mittleren Oculomotoriusgegend (Fig. 25) anzutreffen; hier ziehen aus allen Theilen der inneren Zellschicht des Tectums — besonders aber aus dem ventralen, die dann das gekreuzte Bündel des rostroventralen Systems (*L*) durchsetzen — Fasern ventralwärts und kreuzen sich dann in der Commissura ansulata (*c.ans*), um dann zu längsverlaufenden Fasern zu werden. So weit die Fasern der oben besprochenen Systeme nicht vorher schon endeten, vereinigen sie sich in der Acusticusgegend in ganz peripherer Lage zu einer Längsfaserschicht (Figg. 30, 31 *amb* + *h*), welche dann in dieser Weise sich bis zur Pyramidenkreuzung (Fig. 32, 33 *amb* + *h*) erhält. Es ist dies ein Verhalten, das ja auch bei den Fischen sich vorfindet. Diese periphere Längsfaserschicht besteht aber nicht ausschließlich aus Fasern des Tectum opticum, sondern es mengen sich diesen auch zahlreiche Fasern (*h*) aus dem Kleinhirn bei, und auch die Pyramidenbahn, wie wir es weiter oben sahen, trägt zur Vermehrung bei.

Aus der caudalen Begrenzung des Tectum opticum ziehen mehrere kleine Bündelsysteme caudalwärts in mehr oder weniger sensorische Gebiete der Oblongata. Diese Systeme werden wohl das Tectum mit sensorischen Gebieten der postcerebellaren Oblongata verbinden, und sie könnten am besten mit jenen der Teleostier verglichen werden, die aus dem Torus semicircularis kommend, oder diesen wenigstens durchsetzend, caudalwärts gelangen (I. Th. pag. 546). Ein solcher Funiculus dorsalis des Tectum opticum setzt zum Theil diesen mit dem mittleren Kerngebiet des Trochlearis, den ja das sensorische Oblongatagebiet eng umschließt, in Verbindung (Fig. 6 und Fig. 28 mit violett), zum Theil durchsetzt es aber diesen bloß (Figg. 7, 8 *fd*),

um dann in caudalwärtigere Nervenkerne zu gelangen. Auch scheint eine Verbindung zwischen Tectum opticum und Kleinhirn (Fig. 9 *fd*) medianwärts zu bestehen.

Aus dem Ganglion lobi optici posterius erhalten diese Systeme Zuschuss und es begiebt sich auch aus diesem Ganglion ein ansehnliches Bündel, dem noch Fasern aus dem angrenzenden lateralen Theil des Tectum sich anschließen, ventralwärts (Fig. 27 *f.glo*). Da es sich in der Gegend des rostralen Trigeminuskernes aufsplittert, so wäre es möglich, dass dadurch das eingeschobene Kerngebiet, zum Theil aber auch das Gebiet des gemischten Längsfasersystems vom metameren Hirn, mit dem Tectum in Verbindung gesetzt wird.

Die Längsfasersysteme des metameren Hirns sind zum größten Theil mit einander, rostralwärts aber auch mit dem gemischten Fasersystem so sehr vermengt, dass eine Trennung zumeist unmöglich wird. Vor Allem werden so, wie bei den Selachiern, die beiden Lateralbahnen von einander nirgends getrennt, sondern bilden auf dem Querschnitte ein gemeinsames Feld, dem die ventrolaterale Längsbahn sich untrennbar anlagert.

In der Acusticofacialisgegend befindet sich unterhalb der Facialiswurzel ein wohlumschriebenes Längsbündel (Fig. 32 *rd* + *ill*). Es entspricht nur zum Theil der dorsolateralen Längsbahn, welche zum Schlusse sich von ihm abzweigend (Fig. 30 *rd*) als aufsteigende Wurzel des ersten Trigeminus sich zu demselben begiebt. Dann reicht der übriggebliebene größere Theil des Bündels als gut umschriebener Längsstrang (*ill'*) noch bis in die Gegend des ersten Trigeminus, wird hier aber allmählich schwächer, da er ja wie bei den Fischen Wurzelfasern in den Trigeminus abgiebt und zerfällt dann in zahlreiche Einzelbündel, die sich dem übrigen System der lateralen Längsbahnen beimengen (Fig. 29). Diesen Theil der inneren lateralen Längsbahn von Emys möchte ich mit jenem Theil derselben Bahn der Teleostier vergleichen, welcher den dorsalsten Abschnitt vorstellt und dort jene breiten Fasern führt.

Der Lage nach lässt sich zwar das System der lateralen Längsbahnen bis in die rostrale Gegend des metameren Hirns feststellen (Figg. 38, 39, 40 *ll*), doch wäre es durchaus misslich auf Querschnitten ihre Begrenzung angeben zu wollen, denn dies System ist, wie gesagt, hier mit dem gemischten Längssysteme des metameren Hirns ganz vermischt. Auf sagittalen Längsschnitten lässt sich zwar eine dorsale Portion (Fig. 7 *ill*) erkennen, doch ist die ventrale Portion nicht mehr genauer zu bezeichnen, denn sie (Fig. 7 *ill* + *M*; Fig. 8

mit Gelb) ist, wie oben angegeben, ein gemischtes System, das nur zum Theil den beiden lateralen Längsbahnen beizurechnen ist. Jener dorsale Theil der Lateralbahn ist jener Abschnitt, der den motorischen Wurzelhälften der metameren Nerven Wurzelfasern zuführt.

Das gemeinsame Längsfasersystem zieht nun rostralwärts und erst in der Oculomotoriusgegend lässt sich wieder eine Partie kräftigerer Längsfasern (Figg. 25, 24, 23 *ll*) vom ganzen System sondern. Diese kräftigen markhaltigen Längsfasern nehmen eine laterale Lage über der gekreuzten lateralen Associationsbahn des Tectum opticum (Fig. 25 *c.an*) ein und ziehen rostralwärts, um dann, unter dem Tectum opticum eine leise dorsale Biegung beschreibend, im jederseitigen Vereinsgebiet des Zwischenhirns sich völlig aufzulösen (Figg. 7—9; Fig. 21 *ll*). Ihre lateralsten Fasern sind bis in die Lobi inferiores (Fig. 7 *l.inf.*) verfolgbar, wo sie sich dann mit den ihnen entgegenkommenden Fasern aus dem basalen Vorhirnbündel (*bvhb*) kreuzen.

Zum Schlusse möge hier noch einer Querfaserung gedacht werden, welche offenbar mit der lateralen Längsbahn, zum Theil wenigstens, in Zusammenhang zu bringen ist. Es ist dies ein breites, lockeres, durchaus feinfaseriges, von median und ventralwärts nach dorsolateral in die Gegend des eingeschobenen Kerngebietes ziehendes System (Fig. 27 *w*), das dort angelangt sich aufzusplittern scheint. Es werden dies wohl zum Theil Fasern sein, welche aus den beiderseitigen Funiculi posteriores und den beiderseitigen Ventralhörnern stammen, zum Theil aber auch aus der inneren Lateralbahn nach dorsalwärts gelangend sich bei den Fischen in dem sensorischen Oblongatagebiet der rostralsten Trigeminusgegend verzweigen (I. Th. Fig. 50 *f'''*). Bei Emys, wo das sensorische Oblongatagebiet jener Gegend mit dem oberen motorischen Kerngebiet und dem sensorischen Oblongatagebiet so sehr zusammenfällt, ließe sich ohne Vergleichung mit den Verhältnissen niederer Formen die Bedeutung dieses Fasersystems nicht feststellen. Sowohl hieraus als auch aus dem Verhalten der lateralen Längsbahnen bei Emys geht deutlich hervor, wie wichtig die genaue Feststellung der Verhältnisse bei der Forelle war.

Als gemischtes System des metameren Hirns bezeichnete ich bei den Fischen (I. Th. pag. 549—552) ein ziemlich diffuses Längsfasersystem im motorischen Gebiete des metameren Hirns, dessen Fasern aus sehr verschiedenen Gegenden herstammen, und sowohl aus nach rostralwärts als auch nach caudalwärts leitenden Stücken bestehen. »Unter ihnen giebt es gekreuzte und hinter der Commissura ansulata auch ungekreuzte Fasern, die als kürzere Leitungsbahnen

aus dem Tectum opticum herrühren.« Es stammen caudalwärts leitende Fasern aus der Thalamusgegend als auch aus dem Vereinigungsgebiet der Pars infundibularis des Zwischenhirns her und »alle diese Längsfasern sind darum von großer Wichtigkeit, da sie die Ursprungskerne sämmtlicher metamerer Hirnnerven vermittels des Vereinigungsgebietes der Pars infundibularis, vor Allem dem sekundären Vorderhirn, in Verbindung setzen«. Ferner sind es Fasern aus dem Kleinhirn und auch rostral- und caudalwärts strebende »Netzäste kleiner Ganglienzellen, welche überall zwischen diesen Längsbündeln lagern und als echte Associationszellen zu betrachten sind«. Die Fasern dieses Systems sind mit jenen der gekreuzten lateralen Associationsbahn des Tectum opticum schon bei den Fischen bis zur Unkenntlichkeit vermengt und eine schärfere Trennung von der Trochlearisgegend an ist nur bei den Knochenfischen vorhanden. Dasselbe Vermischtsein wie bei den Selachiern findet sich auch bei Emys vor. Man kann an der Grenze zwischen dem metameren Hirn und dem prächordalen Hirn an dem gemischten System eine dorsale und eine ventrale Hälfte unterscheiden. Die ventrale Hälfte beschreibt im Verein mit dem vorderen Ende der Lateralbahnen jenen bereits angegebenen Bogen oberhalb der Commissura ansulata (Fig. 7 $ll + M$; Figg. 8, 9 mit Gelb) und geräth (Fig. 21 $ll + M$) in das Vereinsgebiet des Zwischenhirns, welches hier bereits eine gedrungene Gestaltung erfahren hat (*vg*). Hier angelangt lösen sich seine Fasern, so weit sie aus caudalwärtigen Gegenden herkommen, um die Zellen des Vereinigungsganglions auf; so weit sie aber aus diesen Zellen stammen, begeben sie sich caudalwärts. Die beiderseitigen Vereinigungsganglien (Fig. 23 *vg*) stehen durch Fasern, welche das infundibulare Kommissurensystem (Figg. 10, 11, 23 *c'*) passiren, mit einander in Verbindung. Ob möglicherweise auch Fasern des gemischten Systems durch diese Kommissur hindurch in das anderseitige Ganglion gelangen, blieb mir unbekannt. Der dorsale Theil des Systems reicht zur Commissura posterior hinauf und zwar ist dieser Theil (Fig. 8 *M*) nicht recht zu trennen von einem Theil des lateralen Associationssystems des Tectum. Querschnitte gleich hinter der Gegend der Commissura posterior (Fig. 24) lassen diesen Theil des Systems (*M'*) am besten erkennen[1].

---

[1] In der Fußnote auf pag. 276 habe ich erwähnt, dass S. Ramon y Cajal bei Lacerta Längsfasern entdeckt hat, die unterhalb der Commissura posterior gelegen, sich T-förmig theilen und dann mit dem einen Aste die Commissura

Nicht zu verwechseln ist dieser Theil des gemischten Systems mit einem ansehnlichen Faserbündel aus dem Tectum opticum, das medianwärts von jenem, doch mit ihm vielfach vermengt, aus der Commissura posterior nach ventralwärts zieht (Fig. 9 *nb*) und in dem Vereinigungsgebiet des infundibularen Zwischenhirns sich auflöst, zum Theil aber auch in dem infundibularen Kommissurensystem eine geringe Kreuzung eingeht und mit wenigen Fasern auch in das anderseitige Ganglion geräth. Es ist dies der Verbindungsstrang zwischen Tectum opticum und dem Vereinigungsgebiet, welches wir noch weiter unten besprechen werden.

Zum metameren Gehirn gehört der Olivenkern oder kurzweg die Olive. KÖPPEN erwähnt (13, pag. 501), dass auf seinem Weg nach der Peripherie hin bei Lacerta der Nervus abducens eine »Substantia gelatinosa« in einen medialen und einen lateralen Theil scheide und meint, in dieser »gelatinösen Substanz« hätten »wir wohl eine Olivenanlage zu sehen, Hauptolive und innere Nebenolive«. Da aber KÖPPEN diese kurze Mittheilung mit keiner Abbildung erläutert, so konnte ich nicht entscheiden, was er unter jener »Substantia gelatinosa« eigentlich meint. Ich zu meinem Theil habe mich vergeblich bemüht, an der der Olive der Säugethiere entsprechenden Stelle, also rostral von der Pyramidenkreuzung, ein koncentrirtes Kerngebilde aufzufinden und muss auch bei Lacerta und Tropidonotus das Vorhandensein einer koncentrirten Olive in Abrede stellen. Eine entsprechende diffuse Zellgruppe wird sich ja naturgemäß auch bei den Reptilien vorfinden, welche zum Ausgangspunkt für die Olive der Säugethiere dient, doch ist bei ihnen eine ausgesprochene Olive noch nicht vorhanden. Ähnlicher Ansicht scheint auch EDINGER zu sein, wenn er angiebt (6, pag. 93), dass ein olivenartiges Gebilde, welches mit jenem der Wirbelthiere gleichzustellen wäre, bei Reptilien noch nicht festgestellt ist[1].

durchqueren. Die Annahme des Entdeckers, die auch EDINGER vertritt, dass diese Fasern dem Funiculus posterior angehören würden, habe ich dort bereits als irrthümlich bezeichnet. Diese Fasern gehören vielmehr entweder den lateralen Längsbahnen oder dem gemischten System an. Besonders ist es das gemischte Längssystem, das ja eine bedeutende Menge von Kreuzungsfasern sowohl bei Emys als auch bei den Fischen in die Commissura posterior aussendet, und darum werden jene Kreuzungsäste wohl diesem Systeme beizuzählen sein. EDINGER sowohl als auch S. RAMON Y CAJAL haben die topographischen Verhältnisse zu wenig berücksichtigt.

[1] Jedenfalls ist jene Zellgruppe, die EDINGER (l. c. Fig. 46) beim Alligator als untere Olive benennt, schon ihrer Lage nach mit der Olive der Säugethiere nicht gleichzustellen, sondern ist der eingeschobene Kern.

B. Kleinhirnbahnen und das Tectum opticum[1].

Wie wir es bei den Fischen sahen, tritt das Kleinhirn außer seinen Faserkomplexen in jeden metameren Hirnnerven durch die Bindearme mit verschiedenen Hirntheilen in Konnex. Von solchen Bindearmen unterschied ich einen oberen vorderen Bindearm (Brachium antero-superius), den unteren vorderen Bindearm und einen gekreuzten Bindearm. Der obere vordere Bindearm bezieht aus beiden Seitenhälften des ganzen Kleinhirns Fasern, neben welchen aber auch solche Fasern angenommen wurden, die, aus anderen Hirngebieten kommend, durch diesen Bindearm hindurch mit dem Kleinhirn in Verbindung stehen, und sich im Kleinhirn auflösen. Dieser Bindearm vermittelt den Zusammenhang zwischen dem Kleinhirn und Tectum opticum und dann, zwischen Kleinhirn und solchen Centren im Zwischenhirn, die dem Nervus opticus zum Ursprung dienen; er ist somit eine Associationsbahn zwischen dem Kleinhirn und centralen Kernen des Sehnerven. Der untere vordere Bindearm gelangt in das Vereinigungsgebiet der Pars infundibularis des Zwischenhirns und löst sich hier auf, um dann indirekt durch die Vermittelung des basalen Vorderhirnbündels das Kleinhirn mit dem sekundären Vorderhirn in Verbindung zu setzen. Die Kreuzung der beiden Schenkel des gekreuzten Bindearmes erfolgt in der Commissura ansulata, worauf die Fasern in das Associationsgebiet des metameren Hirns gerathen und hier wegen ihrer vollständig diffusen Vertheilung kaum zu verfolgen sind; doch ist von einem kompakten Bündel festgestellt worden, dass es in jene Gegend des Zwischenhirns gelangt, die von den beiden anderen Bindearmen freigelassen wird.

Vermittels eines diffusen Fasersystems setzt sich außerdem das Kleinhirn »mit der ganzen Oblongata und mit der ganzen Strecke bis zur Commissura posterior in vielfache Verbindung«. Andere seiner Fasern gelangen als sogenannte Fibrae arcuatae in caudale Bezirke des metameren Hirns und setzen die verschiedensten motorischen Strecken, sowohl der gleichen, als auch nach erfolgter Kreuzung unterhalb der Funiculi posteriores mit der entgegengesetzten Seitenhälfte mit dem Kleinhirn in Verbindung. Auch sind Verbindungen mit dem sensorischen Oblongata- und Rückenmarksgebiet vorhanden.

---

[1] Durch ein Versehen ist in der Überschrift im Abschnitt B. des I. Theiles, wo es heißen soll »Kleinhirn und das Tectum opticum«, und das Tectum opticum weggelassen worden.

Die Kleinhirnbahnen von Emys, wie der Reptilien überhaupt, sind — wegen der verhältnismäßig geringen Ausbildung des Kleinhirns und in Folge dessen wegen der Verringerung der von ihm oder in ihm eintretenden Fasersysteme — weniger geeignet zur Feststellung des Faserverlaufs, als selbst die, sonst komplicirtere Verhältnisse aufweisenden diesbezüglichen Faserungen der Säugethiere. Nur an der Hand der schon bekannten Verhältnisse der Fische ist es möglich, hier die einzelnen Faserabtheilungen zu bestimmen. Es sind alle Verhältnisse, die wir von den Fischen her kennen da, doch in weniger klarer Weise.

Das Kleinhirn der Reptilien ist bekanntlich mit einer flachen Schale vergleichbar, deren Konvexität bei den Sauriern und Ophidiern nach rostralwärts, bei den Cheloniern aber nach caudalwärts gerichtet ist. Offenbar ist diese zweite Stellung die ursprünglichere. Mag nun die Konvexität nasalwärts oder caudalwärts orientirt sein, stets liegt der Cortextheil nach rostralwärts und die Körnerschnitte mit der Nervenfasermasse caudalwärts im Kleinhirn, beide von einander getrennt durch die Lage der PURKINJE'schen Zellen (Figg. 6 bis bis 10 *Kh*). Im Basaltheil des Kleinhirns befindet sich sein Kommissurensystem (Fig. 7), welches aber mit der Kreuzung des Trochlearis nicht verflochten ist, wie dies KÖPPEN für Lacerta angiebt (13, pag. 503). Lateralwärts treten jederseits die Faserbündel aus (Fig. 6) und zwar tritt diese ganze Faserung als ein an eine feste Unterlage leise angedrückter Pinsel heraus, so dass in Folge dessen es schwer fällt, die einzelnen Bindearme ohne Weiteres zu erkennen. Auch gehen die Fasergruppen bald diffus aus einander. Es lassen sich darum die beiden nicht gekreuzten Bindearme von einander gar nicht trennen. Feststellbar ist ein bereits erwähntes medianes Bündelsystem in das Tectum (Fig. 9 *fd'*), der bereits durch KÖPPEN gewürdigte Processus cerebelli ad corpus quadrigeminum; von diesem Bündel aus gelangen auch Fasern zu den Trochlearis- und Oculomotoriuskernen (Fig. 9 γ). Ein weiteres ungekreuztes laterales Bündel (Fig. 6 *y*) geräth in die Gegend des Vereinigungsgebietes im Zwischenhirn, doch lässt sich dieses System nur durch Kombination verschiedener Schnitte einer Sagittalserie bis zu seinem End- bezw. Anfangsgebiet verfolgen. Dieses Bündelsystem vermittelt somit u. a. auch die Verbindung mit dem Vorhirn in der bei den Fischen angegebenen Weise.

Viel mächtiger ist der gekreuzte Bindearm, der in mehreren Bündeln (*y''*) bis in die Commissura ansulata gelangt, um sich dort mit den Bündeln der anderen Seite zu kreuzen. Caudalwärts ziehen

eine Menge von Faserbündeln (*h*), so in der Trigeminus- (Fig. 29 *h*), Acusticus- (Fig. 32 *h*) und Vagusgegend (Fig. 33 *h*), in das motorische Hirngebiet und ein Theil solcher Fasern verläuft auch in dem sensorischen Oblongatagebiet caudalwärts. Die zu »Fibrae arcuatae« werdenden Fasern kreuzen sich theilweise in der Raphe unter den Funiculi posteriores und diese Kreuzung ist am mächtigsten in der Vagusgegend (Fig. 33 *k*), also an jener Stelle, welche der Olivengegend der Säuger rostralwärts von der Pyramidenkreuzung entsprechen würde.

Das Tectum opticum der Lacerta wurde in der Schrift KÖPPEN's erörtert. Als Lobus posterior bezeichnet KÖPPEN unser Ganglion posterius l. optici; aus ihm entspringt jener ventralwärts ziehende Strang, der weiter oben für Emys beschrieben wurde. Des Weiteren theilt er den Lobus opticus ein in einen ventralen Abschnitt, in den die Funiculi posteriores sich fortsetzen sollen, worunter unsere Tubercularkreuzung oder sein Lemniscus zu verstehen wären und in eine Pars dorsalis. Auch der Oculomotoriuskern soll sonderbarer Weise diesem ventralen Theil des Tectum angehören. Die Pars dorsalis würde zwei Gebiete enthalten und dem sensiblen dorsalen Rückenmarkstheil vergleichbar sein, obgleich eigentlich ja das ganze Tectum opticum einem sensiblen dorsalen, stark umgeformten Rückenmarktheil gleichzustellen ist. Die Pars dorsalis enthält die Gebiete des Ursprungsfeldes für den Nervus opticus, der der sensible[1] Nerv des Lobus sein soll (!), — der Oculomotorius der motorische — und »den inneren Kern, d. h. die Kernmasse um den Ventrikel herum, aus dem oder in dem zahlreiche Ventralstränge verlaufen, gerade so wie im Rückenmark aus oder in das Hinterhorn«. Unsere Tubercularkreuzung oder KÖPPEN's Lemniscus wäre der Brücke der Säugethiere homolog.

Lobus opticus und Tectum opticum sind für KÖPPEN nicht identische Begriffe, da er ja an einem Mittelhirn festhält und somit wäre das Tectum der dorsale Theil des Lobus. Als accessorische Opticusfasern bezeichnet KÖPPEN drei Fasergruppen, von denen mir jedoch die zwei erst aufgeführten unverständlich bleiben, die letzte sind »Fasern aus dem Zwischenhirn in das Opticusgebiet«. Wichtig wäre an diesen Angaben das Bekanntwerden des Ganglion posterius l.

[1] Dass eine so ganz verdrehte Auffassung aufkommen kann, daran trägt die Schuld einzig und allein die Vernachlässigung der bereits zur Zeit KÖPPEN's Arbeit (1892) bekannten vergleichend-anatomischen Thatsachen.

optici und die Beziehungen des Funiculus posterior zum Lobus, wobei freilich ich die Auffassung KÖPPEN's aus mehr wie einem Grunde nicht theilen kann. — Unsere Beschreibung bezieht sich ausschließlich auf die Faserungen des Lobus opticus, die feineren histologischen Verhältnisse auch diesmal bei Seite lassend.

Gleich KÖPPEN bei Reptilien unterschied ich bei den Fischen zwei Gruppen von Fasersystemen im Tectum opticum. Die eine Gruppe sind die Sehnervenelemente, die andere alle Elemente, die dem Associationssystem des Tectum angehören. Erstere ziehen von caudal- nach oralwärts und bilden die äußere und innere Opticus-Markfaserschicht. Die beiden längsverlaufenden Markfaserschichten führen aber auch Associationssysteme und zwar verläuft entlang der oberen die Hauben-Vierhügelbahn oder der Tractus ganglii habenulae ad tectum opticum. Für das Zwischenhirn giebt noch das Tectum zwei Associations-Verbindungen ab; die vordere von diesen ist die Opticus-Zwischenhirnbahn, die in der Gegend der Commissura postoptica sich mit der der anderen Seite kreuzt. Die hintere Verbindung ist das vordere und hintere Associationssystem für den Lobus inferior. Die dorsale Zwischenhirn-Lobusbahn setzt dorsale Theile des Thalamusabschnittes mit dem Tectum opticum in Verbindung. Durch die Commissura posterior hindurch treten auch echte Verbindungen zwischen den beiden Abschnitten des Lobus hindurch.

Was nun Emys anbelangt, so besteht ihr Tectum opticum von innen nach außen aus dem flimmernden Ependym, worauf dann eine dünne, ventralwärts allmählich breiter werdende feinfaserige Schicht folgt (Figg. 25, 26). Dieser lagert direkt die innere Ganglienzellschicht als mächtige Lage auf, die (Figg. 7—9; 25—27 *g*) sich dann ventralwärts kontinuirlich in das mittlere motorische Hirngebiet fortsetzt (*III mk*), bis wohin auch das Tectum als sensorisches Gebiet des betreffenden metameren Hirntheils reicht. In dieses Grenzgebiet fällt dann auch das Ganglion lobi optici posterius (*glo*), das der Zellschicht unmittelbar eingelagert ist (Fig. 26) und sich darum aus diesem herausgebildet haben muss. Das jederseitige Ganglion hat eine ovale Gestalt mit sagittolateral gerichteter Längsachse (Figg. 8, 9 *glo*); sie erreicht ihren größten Umfang oberhalb der Trochleariskommissur, also im caudalsten Theil des Tectum (Fig. 27). Seine Längsachse ist von lateral und rostral nach caudal und medianwärts gerichtet, warum denn die beiden Ganglien sich an der caudalen Grenze des Tectum beinahe berühren. Sie sind

hier durch den Dachkern und dessen nach dorsalwärts ziehenden Fasern von einander getrennt (Fig. 27 *dk*). Die Faserung der Ganglien wurde weiter oben schon erörtert.

Vorn an der Commissura posterior befindet sich lateralwärts am vorderen Ende der inneren Ganglienzellschicht abermals eine Verdickung (Figg. 23, 24 *n.pt*), die sich aber lange nicht so selbständig von der Schicht abhebt, wie das Ganglion lobi optici posterius, denn sie bildet eigentlich nur das vordere Ende der Schicht selbst. Diese Verdickung ist wohl zu unterscheiden vom Nucleus opticus lateralis anterius, der vor ihr liegt (Fig. 7 *n.o.l*) und von ihr durch ventralwärts strebende Fasermassen getrennt ist. Wir haben schon gesehen, dass diese Verdickung der Ganglienzellschicht einem etwas separirten Bündel des ungekreuzten lateralen Associationssystems vom Tectum zum Ursprung beziehungsweise als Endgebiet dient (Fig. 23—25 *amb'*). Die Sonderung dieses Bündels, die höchst wahrscheinlich wegen fortschreitender Differenzirung des caudalen End- beziehungsweise Anfangsgebietes im ventralen metameren Gehirn erfolgte, bedingte eine Differenzirung auch in der unteren Ganglienzellschicht des Tectum. Wie schon erwähnt ist diese vordere Verdickung mit Edinger's Nucleus praetectalis identisch, doch scheint Varanus, von dem Edinger diesen Kern abbildet (5, Taf. I Fig. 1; Taf. III Fig. 1, 2), bereits diesbezügliche sekundäre Differenzirungen eingegangen zu sein, denn der »Nucleus praetectalis« hat sich zum Theil lateralwärts verschoben (l. c. Taf. III Fig. 2) und reicht auch oralwärts weiter wie bei Emys. Er liegt nämlich bei Varanus unter einem Kern, der offenbar nur mit dem Nucleus opticus lateralis anterior der Emys verglichen werden kann, dem Nucleus lentiformis Edinger's. Dieser fällt bei Emys mit jenem Kern nicht in dieselbe Querebene, sondern liegt, wie oben angegeben, vor ihm. Ich möchte unseren Kern (Figg. 23, 24 *h*) mit dem passenderen Namen Nucleus lobi optici anterius bezeichnen, wobei ich gleich hinzufügen möchte, dass die Verhältnisse bei Varanus auf Zusammenschiebungen in Folge von Koncentration beruhen. Es lassen sich ja, wie ich weiter unten zeigen werde, auch noch andere Fälle für die sekundäre Verschiebung, bedingt durch Koncentration im Bereiche des Zwischenhirns, bei Emys anführen.

Der inneren Ganglienzellschicht des Tectum bei Emys gehört, wie wir oben sahen, auch der Dachkern an und die ganze Zellschicht steht besonders mit dem caudalen Associationssystem des Tectum im Zusammenhang.

Auf diese Ganglienzellschicht folgt nach außen im Tectum eine Querfaserschicht (Fig. 25 *L*; Fig. 26 *p'*), die sich bis hinauf zum Dachkern fortsetzt und deren Bedeutung bereits oben bei Gelegenheit der Erörterung der caudalen Associationsbahnen des Tectum gewürdigt wurde; sie gehört diesen Systemen an. Die nun nach außen auf diese Schicht folgende, viel lockere, aber dafür auch erheblich breitere Querfaserschicht gehört ja, wie wir wissen, ebenfalls jenen Associationssystemen an, doch ist sie bereits mit Opticusfasern vielfach vermengt. Sie hört dorsalwärts, indem sie dort an die ihre Stelle einnehmende untere Längsfaserschicht (Figg. 25, 26 *uls*) angrenzt, allmählich auf. Es reichen aber stellenweise ihre Fasern unterhalb der unteren Längsfaserschicht bis unterhalb der sagittalen Mittellinie des Tectum und kreuzen sich hier mit jenen der anderen Seitenhälfte (Fig. 25), auch besteht ja die Commissura posterior zum Theil aus solchen Kreuzungsfasern (Fig. 24 *cp*).

Die untere Längsfaserschicht oder untere Opticus-Markfaserschicht (*uls*) führt Opticuslängsfasern (Fig. 6 *uls*), die lateralwärts hinter den Habenularganglien sich in die ventralwärts ziehende Opticuswurzel (*opt*) begeben. Es führt aber diese Faserschicht auch noch die Verbindungsbahnen zu zwei Opticusganglien. Nach innen von der oben erwähnten Opticuswurzel (Fig. 7) hebt sich ein Bündel von Fasern (*vb*) von der inneren Längsfaserschicht ab und, sich dann in zwei Hälften theilend, begiebt es sich mit der oralen Portion in den runden Kern des Thalamus opticus (*tho*), mit der caudalen aber zu dem Nucleus opticus latero-anterior (Fig. 7, 21 *vb*). Diese Verbindung ist mit der dorsalen Zwischenhirn-Lobusbahn der Fische zu vergleichen und wir werden uns mit ihr noch bei Gelegenheit der Besprechung des Zwischenhirns und des Opticusursprunges zu befassen haben, warum ich jetzt die übrigen Schichten des Tectum erörtern möchte.

Auf die innere Längsfaserschicht beziehungsweise der lockeren Querfaserschicht folgt nach außen die äußere Ganglienzelllage. In dieser (Figg. 23—27 *g'*) liegen die Ganglienzellen viel spärlicher wie in der inneren Ganglienzellschicht, auch kommen Neurogliazellen in viel geringerer Zahl vor wie dort, wo sie geradezu in überwältigender Zahl sich vorfinden. Die äußerste Lage des Tectum ist die äußere Längsfaserschicht oder Opticus-Marklage (Figg. 23—27 *ols*). Sie führt hauptsächlich Opticuswurzelfasern (Figg. 6—10) und nur ein medianes Bündel (Fig. 23 *g''*) zieht als Optico-Habenularbündel jederseits in das betreffende Ganglion habenulae.

Es sei hier noch kurz eines Fasersystems gedacht, welches im ganzen metameren Hirn in gleicher Lage sich vorfindet. Im Tectum opticum zwischen der inneren Ganglienzellschicht und der nach innen zu auf dieselbe folgenden subependymalen Schicht gelegen (Figg. 25, 26*f.vi*), erstreckt sie sich als vertikal gerichtete Faserlage in ganz gleicher Lage auch auf die ventralen Abschnitte des metameren Hirns (Figg. 23—30 und 33) und liegt somit auch hier oberhalb, zum Theil aber in der Zellschicht des mittleren und unteren Korngebietes. In gleicher Lage findet man dieses Faserwerk auch im Zwischenhirn überall. Ich werde bei Gelegenheit der Erörterung des Zwischenhirns auf dieselbe mich ausführlicher einlassen und dabei auch die Litteratur über dieselbe anführen; hier sei bloß erwähnt, dass sie aus sehr feinen markhaltigen Fasern gebildet wird und Verbindungen zwischen verschiedenen Gebieten der angrenzenden Zelllage vermittelt. Sie soll unter dem Namen subependymales Fasersystem besprochen werden.

Ich verlasse nun einstweilen das Tectum opticum und möchte, bevor ich mit dem metameren Hirn abschließe, noch etwas über das Interpedunculargangliom mittheilen, die Commissura ansulata aber, obgleich sie noch dem metameren Gebiet angehört, erst nach Erledigung des Zwischenhirns besprechen. Es ist dies wegen noch zahlreicher anderer Faserungen, die in sie hineingerathen und die wir noch nicht besprochen haben, nicht anders thunlich.

Das Ganglion interpedunculare von Emys, wie der Reptilien überhaupt, ist sehr lang und erinnert in dieser Beziehung an jenes der Haie, nicht aber an jenes der Säugethiere. Es erstreckt sich von der hinteren Querebene des Sulcus interencephalicus bis weit nach caudalwärts hin bis in die Gegend des zweiten Trigeminus (Fig. 11*g.ip*). Anfangs schmal und hoch (Figg. 25, 26*g.ip*) wird es in der Trochlearisgegend etwas niedriger (Figg. 27, 28*g.ip*), um dann, in der Trigeminusgegend sich ganz abflachend (Fig. 29*g.ig*), allmählich zu verschwinden (Fig. 30*g.ip*). Es führt, wie bekannt, kleine, oft zerstreut liegende oder dorsale und ventrale Gruppen bildende Ganglienzellen, und ein feinmaschiges Nervennetz durchzieht das ganze Ganglion.

II.

Das prächordale Hirn.

A. Zwischenhirn.

Um die Zwischenhirnverhältnisse der Reptilien zu verstehen, ist es unbedingt nöthig, zuvor die Anatomie dieses Hirntheiles der Haie ins Gedächtnis zurückzurufen. Indem ich für die ausführliche Schilderung auf den I. Theil dieser Studien verweise, will ich hier die dort erlangten Resultate kurz mittheilen. Das Zwischenhirn der Fische wird caudalwärts dem metameren Hirn gegenüber abgegrenzt durch eine schiefe Fläche, die man sich vom rostralen Ende der Commissura posterior in den Sulcus interencephalicus gelegt zu denken hat. Die orale Begrenzung ist dorsalwärts durch das Velum transversum am dünnen Zwischenhirndach und ventralwärts durch das vordere Ende des Chiasma gegeben. Sehr leicht lässt sich somit diese Begrenzung auch auf dem medianen Sagittalschnitt des Gehirns von Emys (Fig. 11) vorstellen. Es würden dann dorsalwärts zum Zwischenhirn gehören: die Epiphyse, die Habenularganglien[1] und das dünne Zwischenhirndach. Den ventralen Abschnitt bildet der Infundibulartheil mit seinen beiden verdickten lateralen Wänden, die außerdem bei den Fischen sich zu den Lobi inferiores aufbuchten, von denen jede an den an die Habenularganglien anstoßenden Thalamustheil übergeht. Der dorsale Theil des Zwischenhirns heißt der Thalamus- und der ventrale der Infundibulartheil des Zwischenhirns. Bei den Knochenfischen kommt es in dem Infundibulartheil zu verschiedenen Differenzirungen, von denen aber eines, nämlich der Nucleus rotundus, jederseits ein speciell bei den Teleostiern zur Ausbildung gelangtes Ganglion ist und darum bei den Reptilien als solches nur eine relative Berücksichtigung beansprucht. Bei den Selachiern ist der Lobus inferior rostralwärts Anfangs solid und erlangt erst im caudalen Abschnitt ein Lumen. Um diese seine Höhlung herum und weiter rostralwärts an ihrer Stelle, befinden sich zusammenhängende Ganglienzellmassen, die ich das Vereinigungsgebiet nannte. Median am Boden des Infundibulartheiles befindet sich jederseits ein rundes

[1] Ich habe im I. Theil unrichtiger Weise statt »Habenularganglien« öfter »Haubenganglien« geschrieben, was ich hiermit verbessert wissen möchte. Eine Konfusion kann darum wohl nicht entstanden sein, da die Beschreibung ja stets zeigt, dass die Ganglia habenularum gemeint sind.

Ganglion, das medianwärts beinahe fast an das der anderen Seite stößt. Die Lamelle, die sie von einander trennt, ist die Lamina postoptica. Im Thalamustheil der Teleostier gelangte es zu keiner weiteren nennenswerthen Differenzirung, doch befindet sich bei Scyllium ventralwärts von den Habenularganglien jederseits eine ansehnlichere längsovale Ganglienzellanhäufung, die ich den Nucleus anterior thalami nannte. Dieses Ganglion dient, wie wir sehen werden, als Ausgangspunkt für verschiedene wichtige Differenzirungen im Thalamustheil des Reptilienhirns. Der Thalamustheil ist aber, wie dies die Knochenfische noch deutlich zeigen, ein solches Ursprungsgebiet des Opticus, »der, aus den dorsolateralen Wänden des Vorhirns sich differenzirend, sich außer auf das Zwischenhirn auch auf das Vorder- oder Großhirn erstreckt«. Diese primären Verhältnisse vorausschickend, mögen die Zwischenhirnverhältnisse der Emys besprochen werden.

Das Zwischenhirn der Emys ist, wie sich das im Laufe der Beschreibung ergeben wird, bedeutend einfacher und folglich ursprünglicher als selbst jenes von Chelone, andererseits hat Chelone aber noch immer ursprünglichere Zustände gewahrt als die Saurier und Ophidier; darum mögen Edinger's Angaben der Beschreibung nicht vorausgeschickt werden, sondern, so weit sie nicht bei dem Faserverlauf berücksichtigt werden, zum Schlusse ihre volle Würdigung finden.

Die beiden unter einander keine Asymmetrie verrathenden Habenularganglien (Fig. 42*gh*) sind ventralwärts mit dem Thalamustheil innig verwachsen (Figg. 18—20; 7, 8*gh*), wobei ihre Kommissur, für die ich den bezeichnenden Namen Habenularkommissur verwende, caudalwärts die beiden Ganglien unter einander verbindet (Fig. 42); diese lagern in der gewöhnlichen Weise vor der Mündung der Epiphyse (Fig. 11*Ep*). Ohne auf den feineren Bau dieser nach oben zu verjüngten, unten mit breiter Basis dem Thalamustheil aufliegenden Ganglien (Fig. 8) einzugehen, mögen ihre Faserverbindungen besprochen werden. Zu vorderst und etwas medianwärts zieht je ein Faserbündel aus jedem Ganglion nach vorn in das Vorderhirn, um in dessen Rinde zu enden oder zu beginnen. Dieses Bündel (Figg. 6, 7, 36*hc*) zieht zuerst etwas ventralwärts und biegt dann nach vorn, an dieser Stelle zweigt sich von ihm ein Nebenbündel ab (Fig. 7*hc'*), das sich oberhalb der Fornixsäule und dieser ziemlich genähert, im medianen Theil des Großhirnmantels verästelt. Es ist zuerst von Ad. Meyer (14) bei der Natter beschrieben worden und Edinger

(4, pag. 353) gebraucht für dasselbe den bezeichnenden Namen Tractus cortico-habenularis. Nach Edinger entstammt dieses Bündel »der Fornixstrahlung, mit der es ein kleines Stück ventral zieht«. Wie ich aber bei Emys sehe, wird diese Anlagerung bei den Ophidiern nur eine sekundäre Erscheinung sein, denn bei Emys reicht dieses Bündel im Vorhirn etwas ventrolateral und zersplittert sich dann in der Großhirnrinde, ohne die sogenannte Fornixstrahlung (Fig. 7 *pb*) zu berühren. Sein oberer Theil biegt geradezu in die dorsale Rinde ein (Fig. 6) und endet oder beginnt in der Ganglienzellschicht derselben. Er wird somit seinen Weg ursprünglich nicht mit dieser Fornixstrahlung zurückgelegt haben, um die Großhirnrinde mit dem Habenularganglion zu verbinden, sondern die bei den Ophidiern beobachtete Anlagerung wird als ein rein sekundäres Verhalten aufzufassen sein.

Unter Taenia thalami versteht Edinger (5, pag. 165), im Gegensatz zu Herrick (11), der bloß den Tractus olfacto-habenularis als Taenia thalami bezeichnet, die Summe aller von rostralwärts in das Ganglion habenulae einstrahlenden Züge, wie den bereits besprochenen Tractus cortico-habenularis, dann den Tractus olfacto-habenularis und den Tractus septo-diencephalicus. Der Tractus olfacto-habenularis stammt nach Edinger aus dem Nucleus occipito-basilaris des Vorhirns, welcher Name von Herrick herrührt, doch sollen sich diesem Bündel auch Fasern aus der eigentlichen Area olfactoria anschließen. Er zieht dann zwischen Vorderhirndach und Tectum opticum in die Höhe, um in das Ganglion habenulae zu gelangen und soll somit eine Verbindung zwischen dem Riechgebiet des Vorderhirns und dem Habenularganglion sein. Die beiden Abbildungen von Querschnitten (4, Taf. I Figg. 8, 9), die Edinger zur Erläuterung seiner Beschreibung über dieses Bündel giebt, sind dazu nicht recht geeignet, um über das Verhalten desselben volle Klarheit zu verbreiten, doch ist aus dem schematischen Sagittalschnitt (Textfig. 5) dessen Verhalten ersichtlich. Auf diesem Schema wird diesem Bündel ein weiter Bezirk auf dem Hirnboden verzeichnet. Ich fand bei Emys den Tr. olfacto-habenularis (Figg. 6, 7 *oh*) als mäßig breites Bündel hinter und etwas lateralwärts vom Tr. cortico-habenularis ventralwärts ziehen, um dann caudal vom System der Commissura anterior in die Präopticalgegend zu gelangen, also an die Stelle, wo Herrick's Nucleus occipito-basilaris sich befinden soll. Hier löst sich das Bündel auf. Ein Ganglion occipito-basilaris fehlt bei Emys als solches, womit aber nicht behauptet werden soll, dass es bei

anderen Reptilien aus auch bei Emys vorhandenen Zellen der dem Ventrikel anliegenden Zellschicht (Fig. 14 *z*) sich nicht hätte bilden können. Da ich diese Gegend mit der Golgi'schen Methode nicht untersucht habe, kann ich darüber auch nicht angeben, ob die Fasern des Tr. olfactorio-habenularis ventral entspringen und im Habenularganglion endigen, wie dies nach Edinger der Fall sein soll.

Hinter dem Tractus olfactorio-habenularis zieht aus dem Habenularganglion her ein ansehnliches Bündel, lateralwärts vom Thalamustheil gelegen, ventralwärts (Fig. 7, hinter *oh* mit schwarz), um sich dann vielfach mit Faserbündeln aus dem Thalamus zu vermengen, warum es noch bei Besprechung jenes Fasersystems zur Erörterung gelangen soll. Frontale Querschnitte zeigen, dass dieses Faserbündel aus dem Habenularganglion (Fig. 18 *f.hab*) oben und lateralwärts dem Thalamus angelagert (Fig. 19 *f.hab*) und im Infundibulartheil zwischen Opticus (*opt*) und dem gemeinsamen Längsfasersystem des Vorderhirns, — das aus dem Basalbündel des Vorderhirns (*bvhb*) und dem Funiculus thalamo-prosencephalicus (*f.thp*) besteht — liegend, ventralwärts zieht, um dann seine Fasern hinter der Commissura postoptica in dem Vereinigungsgebiet des Lobus inferior (*l.inf.*) auflösen zu lassen (Fig. 8 *f.hab*, wo nur der frontale Theil zu sehen ist). Weiter caudalwärts erkennt man, dass dieses Bündel (Fig. 20 *f.hab*) auch Fasern aus dem anderseitigen Habenularganglion, welche die Habenularkommissur passiren, erhält und dann ventralwärts an der Stelle, an der aus dem Nucleus opticus lateralis anterior (*N.ol*) das Wurzelbündel (*nb*) in den Opticus geräth, von diesem lateralwärts gelegen, gleichfalls Wurzelfasern in den Opticus sendet. Es ist direkt mit jenem Bündelsystem der Forelle vergleichbar, das ich (I. Theil pag. 588 ff.) unter dem Namen Habenular-Zwischenhirnbahn beschrieb, und von dem ich gleichfalls angab, dass sie Wurzelfasern dem Opticus zuführe. Gleich wie bei Emys gelangt auch bei Salmo ein Theil der Fasern dieser Bahn in das Vereinigungsgebiet und verbindet dieses mit dem Habenularganglion. Diese Verbindungsbahn scheint Edinger unbekannt geblieben zu sein, wenigstens finde ich nichts in seinen Arbeiten, was sich auf die Habenular-Zwischenhirnbahn beziehen könnte. Nach einer seiner Abbildungen (5, Taf. I Fig. 4) glaube ich jedoch den Abgang dieser Bahn aus dem Habenularganglion bei Varanus wieder zu erkennen; es wäre das jenes Bündel, das Edinger auf der Abbildung einfach mit »Taenia« bezeichnet. Möglich wäre es ja, dass bei anderen Vertretern der Reptilien und so auch bei Varanus diese Bahn,

in Folge großer Koncentrirung im Zwischenhirn, sich mit anderen Systemen stark vermengt und darum nicht mehr so leicht zu erkennen ist.

Den Fasciculus retroflexus führt Edinger unter dem neuen Namen »Tractus habenulo-peduncularis«[1] auf. »Der ganze Zug« dieses Bündels, berichtet Edinger, »wendet sich von der Basis des Corpus habenulae ab rückwärts und abwärts, zieht von der caudalen Oberfläche des Nucleus rotundus thalami (großer Thalamuskern Stieda's, H.), dieser dicht anliegend, herab und macht nun jederseits einen sehr flachen, nach außen konvexen Bogen.« Im Ganglion sive Corpus interpedunculare angelangt, splittern sich die Fasern des Pedunculus, indem sie sich mit jenen der anderen Seite kreuzen, auf. Ganz so verhält sich dieser Funiculus auch bei Emys. Aus markhaltigen sowie marklosen Fasern bestehend, wie nach Edinger bei anderen Reptilien, zieht er (Fig. 8 *f.rf.*), aus dem Habenulo-ganglion kommend, hinter dem großen Kern des Thalamus (*th.s*) in schönem Bogen — entsprechend der hinteren Begrenzung dieses Kernes — und gelangt in das Ganglion interpedunculare. Querschnitte zeigen (Fig. 20, 21 *f.rf*), dass dieses Bündelpaar etwas leierförmig zu einander gebogen, hinter dem großen Thalamuskern unter die subependymale Ganglienschicht des Infundibulartheiles zu liegen kommt und dann in dieser Lage zum Ganglion interpedunculare weiter zieht.

Mit dem Fasciculus retroflexus eng an einander gelagert, zieht von jenem, ventralwärts gelegen, ein anderes Faserbündel an der hinteren Begrenzung des großen Thalamuskernes ventro-caudal (Fig. 8 *fhp*) und splittert sich dann ventralwärts im caudomedianen Theil des Thalamusrindenkernes oberhalb der hinteren dorsoventralen Zwischenhirnbahn auf (Fig. 29). Dieses Bündel ist gar nicht zu trennen vom Fasciculus retroflexus bis zu jener Stelle hin, wo es sich aufsplittert. In der Litteratur finde ich keine Angaben über dieses Bündel, das ich den Funiculus habenulae posterior nenne. Er verbindet das Ganglion habenulae mit dem Thalamus. Bei Salmo habe ich darauf hingewiesen, dass der Funiculus retroflexus theilweise auch mit einer kleinen Ganglienzell-Anhäufung im Zwischenhirn in irgend einer Verbindung steht und, dass auch ein anderes

[1] Da er jedoch mit dem »Pedunculus cerebri« nichts zu thun hat, sondern bloß mit dem Interpeduncular-Ganglion, so möge die alte Benennung beibehalten werden.

Fasersystem aus dem Ganglion habenulae in das Zwischenhirn gelangt (I. Th. Fig. 41 *A.e*). Vielleicht werden zukünftige Untersuchungen Anderer über die Homologie dieser Faserbündel mit dem Funiculus habenulae posterius der Emys Aufschluss ertheilen.

Des Tractus ganglii habenulae ad tectum opticum wurde schon gedacht; er verbindet jederseits das betreffende Ganglion mit dem Tectum.

Unter jedem der beiden Habenularganglien liegt jederseits ein Thalamustheil des Zwischenhirns und es kommt bei den Reptilien zur Ausbildung eines Thalamus opticus, eines Vorläufers des gleichnamigen Gebietes der Säugethiere. Bei den Knochenfischen ein noch diffuser Abschnitt des Zwischenhirns besitzt er folglich dort noch keinen koncentrirten Kern, sondern der Ursprung der betreffenden Opticuswurzelfasern erfolgt aus der indifferenten subependymalen Ganglienzelllage. Es ist aber bei Scyllium in so fern ein weiterer Schritt nach vorwärts zu verzeichnen, als aus dieser indifferenten Ganglienzelllage sich zum ersten Male ein Thalamuskern koncentrirt hat, nämlich der Nucleus anterior thalami. Er hat seine Lage genau unter dem Habenularganglion (I. Th., Figg. 77, 79 *n.a.th.*) und ist auch schon aus diesem Grunde als der Vorläufer eines koncentrirten Thalamus zu betrachten. Zwischen dieser ersten Stufe bei den Haien und dem Thalamus der Reptilien ist aber eine noch recht ansehnliche Kluft zu vermerken, die nur durch zahlreiche Übergänge zu überbrücken wäre. Immerhin ist der Thalamus der Reptilien im Vergleich zu jenem der Säugethiere als eine noch primäre Bildung zu betrachten.

Unter den Reptilien gehört Emys entschieden zu denjenigen Formen, die bezüglich des Thalamus opticus die einfachsten Zustände aufweisen. Schon andere Schildkröten wie Chelone zeigen sekundäre Modifikationen und die Zustände bei dem Saurier Varanus, die ich aus Edinger's Schilderung kenne, sind bereits so weit differenzirt, dass sie ohne Berücksichtigung primärerer Zustände nicht gut verständlich sind. Der Thalamus von Emys hat sich in einen inneren großzelligen Kern und einen diesen allseitig umgebenden kleinzelligen Rindentheil differenzirt. Der innere Kern hat, sowohl seiner Länge (Figg. 8—10; 35, 36 *th.o*) als auch seiner Quere nach (Figg. 18—20 *th.o*) eine ovoide Gestalt und ist somit allseitig abgerundet. Geringe Schwankungen bezüglich der Länge der Sagittalachse dürften jedoch individuell vorkommen. Diesen Kern nennt Edinger den Nucleus rotundus thalami und wählte diesen Namen

in der Meinung, dass dieser Kern bereits bei den Fischen (Teleostiern) im Nucleus rotundus Fritsch's gegeben sei (6, pag. 125). Gegen diese völlig unbegründete Auffassung habe ich bereits im ersten Theil dieser Studien Stellung genommen und betone jetzt abermals, dass der Nucleus rotundus der Teleostier dem Infundibulartheil des Zwischenhirns angehört und somit mit dem Thalamustheil und dem Ursprung des Nervus opticus, wie ich dies im ersten Theil gezeigt habe, absolut nichts zu thun hat und folglich eine Gleichstellung beider Kerne durchaus unzulässig ist. Um also einer zukünftigen Konfusion vorzubeugen, kann die Bezeichnung Nucleus rotundus thalami, obgleich der Form des Kernes nach zutreffend, nicht beibehalten werden und darum schlage ich vor, die Bezeichnung Stieda's Nucleus magnus thalami zu wählen. Den ihn umgebenden kleinzelligen Kernmantel (*th.o'* der Figuren) möchte ich aber mit dem Namen Rindenkern, N. corticalis thalami belegen und fasse seine Genese so auf, dass beide Kerne zusammen aus einer Vergrößerung und nachträglichen Differenzirung aus einem ähnlichen primären Thalamuskern hervorgingen, wie es heute noch Scyllium aufweist. Letzterer wieder hat sich, wie schon weiter oben hervorgehoben wurde, aus der subependymalen Zellenlage (sog. centrales Grau) entfaltet, wie hierfür die höchst primären diesbezüglichen Zustände älterer Teleostier ein Zeugnis ablegen. Aber es liegt hierfür auch ein Zeugnis bei Emys vor; am rostralen Ende des Thalamus geht nämlich der Nucleus corticalis, der ja den N. magnus vorn auch überzieht (Figg. 8—10), kontinuirlich in die subependymale Zellenschicht über (Fig. 17). Aber auch caudalwärts, in der Gegend des Nucleus opticus lateralis anterior, wo allerdings der ganze Thalamus eine ausgesprochene Begrenzung aufweist, ist ein ähnliches Verhalten am N. corticalis zu bemerken (Fig. 21).

Während der Nucleus magnus, abgesehen von seiner Formveränderung bei anderen Reptilien, in den bekannten Fällen bei den Reptilien sich ohne weitere Differenzirung forterhält und sich in dieser Weise auch auf die Orniden vererbt zu haben scheint, ist der Nucleus corticalis differenzirungsfähig, was wieder mit dem Umstand zusammenhängen dürfte, dass er mehr Faserverbindungen mit anderen Hirntheilen eingeht wie der N. magnus.

Der N. magnus besteht aus sehr großen multipolaren Ganglienzellen und einer aus feinstem Nervennetz, vielen markhaltigen Fasern und Glyagewebe bestehenden Zwischensubstanz (s. d. Abbildungen). Der N. corticalis wird von kleinen gleichfalls multipolaren Ganglien-

zellen gebildet, die jedoch überall dicht neben einander liegen und auf diese Weise eine ansehnliche Zellschicht um den großen Kern herum bilden. Rostralwärts, wo der Thalamus schon abgerundet ist, und lateralwärts reicht der Rindenkern nicht bis an das Ependym heran, sondern zwischen ihm und diesem bleibt eine breitere Schicht ganglienzellenfrei (Figg. 9, 10), die dann zum größten Theil von den Fasersystemen durchsetzt wird, welche aus dem Nucleus corticalis und den Habenularganglien ventralwärts ziehen (Figg. 7, 8, 18—20; 35, 36). Medianwärts bildet der Rindenkern nur einen dünnen, stellenweise selbst nur einschichtigen Überzug um den großen Kern (Fig. 18—20; 35, 36), worauf dann, in so fern nicht die Verwachsungsstelle der beiderseitigen Thalami die sogenannte Commissura mollis (Fig. 11 *th.o*) die beiden Thalami mit einander verbindet, das Ependym der Hirnhöhle folgt. In dieser sogenannten Commissura mollis zieht von dorsal nach ventralwärts, medianwärts von der Zellschicht des Rindenkerns gelegen, jenes feine doch markhaltige Fasersystem in den Infundibulartheil (Figg. 18—21 *fvi*), das wir bereits unter dem Namen subependymales Fasersystem angeführt und noch weiter unten ausführlicher erörtern wollen.

Dorsalwärts unter dem Habenularganglion verschmälert sich der Thalamus nach oben zu konisch, so, dass das Haubenganglion wie auf einem Polster aufsitzt und auch die Schicht des Rindenkernes zieht dann in konischer Form bis an das Habenularganglion, ohne dasselbe jedoch zu berühren (Figg. 18—20). Wie bereits erwähnt wurde, ist der Rindenkern differenzirungsfähig und trotz seiner sonstigen Einfachheit lässt sich auch bei Emys an einer bestimmten Stelle eine Differenzirung erkennen. Es liegt diese Differenzirung rostralwärts in der medianen Hälfte des Rindenkerns und ist ein rundliches Gebilde, dem ich den Namen Ganglion des Rindenkernes (Ganglion n. cortic.) geben möchte (Fig. 7 *th.o''*). Es dient, wie wir noch sehen werden, einem ganz bestimmten Bündel zum Ursprung und dies mag auch seine Differenzirung bedingt haben. Dies Ganglion wird aus viel kleineren Zellen gebildet als der übrige Rindenkern. Die Zellen lagern in kleinen Gruppen und das ganze Ganglion ist mit Karmin, ähnlich wie der große Kern, intensiver färbbar, wie sein Mutterboden, in dem es ganz eingelagert ist.

Ein dritter und vierter Kern, der dem Opticus angehört, ist ein uraltes, ursprünglich bei den Squaliden einheitliches, doch bereits bei den Teleostiern in zwei Kerne differenzirtes Gebilde. Es sind dies unsere Nuclei optici laterales, die Corpora geniculata der Autoren.

Diese Kerne liegen zwar dem metameren Hirn schon fest an, es ist aber doch wahrscheinlich, dass sie von Anfang an dem Zwischenhirn angehörten. Bei Emys liegt der Nucleus opticus latero-anterior als wohlumschriebener runder Kern hinter dem Thalamus, in gleicher Querebene mit der Commissura posterior (Figg. 7, 21 *n.o.l*) und lateralwärts von ihr (Figg. 35, 36 *n.o.l*); er ist nicht zu verwechseln mit dem Nucleus praetectalis EDINGER's, welcher caudalwärts von ihm lagert (Fig. 23 *n.pt*). Ein Nucleus opticus latero-posterior ist bei Emys nur schwach entwickelt und ist sekundär weit nach hinten verschoben worden, wie denn auch nach EDINGER's Angaben derselbe diese Verschiebung bei anderen Reptilien erfahren zu haben scheint (5, Taf. I Fig. 1).

Die Faserbündel, vermittels welcher die verschiedenen Abschnitte des Thalamustheiles mit anderen Hirntheilen in Verbindung stehen, einstweilen bei Seite lassend, möge zuvor der Opticusursprung aus dem Hirn (oder zum Theil Endigung, nach neuerer Auffassung, im Hirn) hier seine Erörterung finden.

EDINGER, der letzte und genaueste Autor über diesen Gegenstand, hat die Fibrae nervi optici bei den von ihm untersuchten Reptilien ungenügend untersucht, ich will ihn hierüber wörtlich anführen. »Die Fibrae N. optici überziehen im Wesentlichen den Thalamus auf ihrem Wege zum Mittelhirndache. Sie geben dabei massenhaft Collateralen an das Corpus geniculatum laterale ab, aber man erhält nicht den Eindruck, dass dadurch die Gesammtfasermasse sichtlich dünner würde. Es sind die RAMON'schen Fibrae optico-commissurales. . . . Ein Eintreten von Opticusfasern in Thalamusganglien habe ich nie gesehen, außer dem erwähnten in das Geniculatum« (l. c. pag. 187).

Nach eigenen Untersuchungen an Emys zieht ganz rostralwärts, an dem vorderen Ende des Thalamus, ein ansehnliches Faserbündel (Figg. 16, 17 *opt'*) in peripherster Lage ventralwärts, umgreift hier das gemeinsame Bündel des Funiculus thalamo-prosencephalicus und der basalen Vorderhirnbahn (*f.thp*, *bvhb*), legt sich dann dem lateral ihm auflagernden hinteren Theil des Nervus opticus (*opt*) fest an und vermengt seine Fasern mit den Fasern desselben. Es ist nicht schwer festzustellen (Fig. 16), dass diese Fibrae vervi optici im Chiasma eine Kreuzung eingehen. Es ziehen diese Fasern somit unter dem Fasersystem der sogenannten Taenia thalami gelegen, in der beschriebenen Weise in den Opticus. Es gelang mir nicht festzustellen, ob diese Fasern aus dem Rindenkern oder aus dem großen

Kern des Thalamus kommen. Am wahrscheinlichsten ist es, dass sie aus beiden Kernen herrühren, wie das aus den getreulich abgebildeten Querschnitten (Figg. 16, 17) zu ersehen ist. Diese Opticuswurzel möchte ich die vordere Thalamuswurzel des Opticus nennen. Außer dieser Wurzel erhält der Opticus eine hintere Thalamuswurzel ausschließlich aus dem großen Kern des Thalamus. Diese ist nur an horizontalen Längsschnitten deutlich zu erkennen. Sie zieht (Fig. 35 *opt''*) aus dem hinteren Ende des großen Kernes (*th.o*) und zwar aus dessen dorsalem Theil, in einem nach caudalwärts gekrümmten Bogen nach außen, legt sich hier der Opticuswurzel aus dem Tectum opticum (*opt''*) fest an und vermengt sich völlig mit derselben, um dann auf diese Weise in dorsoventraler Richtung nach rostralwärts zu ziehen (Fig. 36 *opt*; Fig. 6 *opt''*). Die dritte Wurzelportion des Opticus stammt aus dem Tectum, führt aber auch Fasern aus dem Nucleus opticus latero-anterior mit sich. Von den in bekannter Weise aus dem Tectum nach vorn ziehenden Fibrae nervi optici (Fig. 35 *opt'''*) durchsetzen die mediansten den Nucleus opticus latero-anterior (*n.ol*); viele von ihnen gehören jenen schon weiter oben beschriebenen Konnektivfasern an, die diesen Kern mit dem Tectum verbinden (Fig. 7, 21); andere aber durchsetzen diesen Kern bloß, um dann in den Opticus zu gelangen. Da aber dieses Bündel, nachdem es den Nucleus opticus latero-anterior verlassen, mehr Fasern führt als bei seinem Eintritte in denselben, obgleich es an den Kern Konnektivfasern abgegeben hat, so ist wohl anzunehmen, dass es auch Fasern aus diesem Kern aufnimmt. Ein sicher nachweisbares und bereits von Bellonci, P. Ramon y Cajal und zuletzt von Edinger beschriebenes Bündel an dem Opticus tritt ventralwärts aus dem Nucleus opticus latero-anterior ab. Es ist dies dasselbe Bündel, welches ich bei Salmo im ersten Theil geschildert und abgebildet habe (Fig. 63 *nb*). Es zieht bei Emys aus der ventralen Seite des Nucleus nach unten (Fig. 7 *nb*), legt sich dann im Infundibulartheil (Fig. 20 *nb*) von innen der Habenular-Zwischenhirnbahn (*f.hab*) fest an, umgreift unten das basale Vorderhirnbündel (*bvhb*) und erreicht auf diese Weise den aus dem Tectum opticum kommenden Wurzeltheil des Opticus (*opt*). Mit diesem sich vermengend gelangt es in das Chiasma.

Hiermit wäre aber der Opticusursprung aus dem Gehirn noch nicht ganz erschöpft. Der Ursprung aus dem Habenularganglion wurde weiter oben erörtert. Außerdem habe ich für die Forelle im ersten Theil (pag. 608—610) nachgewiesen, dass der Opticus auch mehrere Bündel

aus dem caudo-ventralen Theil des Vorderhirns erhält. Dieser Theil des ursprünglichen »Vorhirns« ist nun bei den Reptilien in Folge der weiteren Ausbildung des Großhirns von diesem nach caudalwärts gedrängt worden und wurde in das spätere Zwischenhirn bis zur Unkenntlichkeit einbezogen. Er ist in der Gegend des rostralen Chiasmaendes zu suchen. Thatsächlich habe ich hier denn auch aus den Zellen des Bodens am Zwischenhirn, jener Zellschicht nämlich, welche die subependymale ist und dorsalwärts in den Rindenkern des Thalamus sich fortsetzt, markhaltige Fasern gefunden, die theils gekreuzt, theils ungekreuzt (Fig. 16 *ub*) sich in das Chiasma begeben.

Der Nucleus opticus latero-posterior, in gleicher Lage wie ihn auch Edinger für Varanus zeichnet (l. c., Taf. I Fig. 1 *Genic.post.*), ist bei Emys nur ein diffuser Kern und wird von einzelnen ziemlich großen, sich mit der Weigert'schen Methode öfters schwärzenden Zellen gebildet (Fig. 23 *n.o.l*). Er steht durch senkrecht herunterziehende Fasern gleichfalls mit dem Tectum opticum in Verbindung. Ventrolateral von ihm befindet sich ein feines Längsbündelsystem (*α*). Obgleich ich dieses Bündel weiter nicht verfolgt habe, so glaube ich doch, dass es identisch ist mit jenem Bündel, das Edinger als basale Opticuswurzel bezeichnet und für Chelone abbildet (l. c., Taf. I Fig. 5 *Bas. Opt. Wurz*).

Auf diese Weise aus dem Hirn entsprungen zieht der Opticus, in der gut bekannten Weise den Thalamus und zum Theil den Infundibulartheil des Zwischenhirns als breite Faserlage (Fig. 6) umgebend, von dorsal und je nach der Gegend mehr oder weniger von caudal nach ventralwärts geneigt, stets auswärts vom gemeinsamen Bündel der beiden großen Großhirnbahnen gelegen (Figg. 37—39 *opt*), zu dem Hirnboden, um dann hier in vollständiger Durchkreuzung seiner Fasern (Fig. 41 *opt*) im Chiasma das Hirn zu verlassen.

Was nun die verschiedenen Verbindungsbahnen des Thalamustheils betrifft, so hat Edinger unser Ganglion nuclei corticalis unter dem Namen Nucleus anterior thalami beschrieben und von Varanus und Zamenis abgebildet. Nach ihm soll nun dieses Ganglion von unten und vorn einige Fäserchen aus dem basalen Vorderhirnbündel aufnehmen und »einen nur aus wenigen Fäserchen bestehenden Zug ventralwärts, den Tractus thalamo-mamillaris« entlassen. »Dieser zieht, dem Fornix ganz benachbart und oft nur bei sehr vorsichtiger Untersuchung von diesem zu trennen, ventralwärts und konnte auf Sagittalschnitten — Eidechse, Tropidonotus,

Python, Emys — bis an das Mamillare des Hypothalamus (unser Infundibulartheil H) verfolgt werden.

Edinger's Tractus thalamo-mamillaris habe ich bei Emys auch gesehen. Er (Fig. 7 *dv*) zieht in der von Edinger geschilderten Weise ventralwärts, ist jedoch bei Emys dem Fornixbündel nicht so benachbart, wie dies Edinger bei anderen Reptilien gesehen hat, sondern zieht, nachdem er den Funiculus thalamo prosencephalicus gekreuzt, im Infundibulartheil oberhalb des basalen Vorderhirnbündels und medianwärts von der Opticuswurzel aus dem Nucleus opticus latero-anterius gelegen (Fig. 20 *dv*), caudalwärts. Noch weiter hinten (Fig. 21 *dv*) liegt er ganz medianwärts und oberhalb des oberen Vereinigungsganglions (*vg'*) fest der subependymalen Ganglienzellschicht an und versenkt sich noch weiter caudalwärts (Fig. 23 mit roth) oberhalb der Infundibularkommissur in dieses Ganglion (*vg'*). Nicht sämmtliche seiner Fasern verbleiben jedoch in diesem Ganglion derselben Seite, sondern ein Theil von ihnen durchsetzt die Infundibularkommissur und geräth dann in das anderseitige Vereinigungsganglion. Auch ist bei Emys dieser Tractus durchaus nicht so faserarm, wie es Edinger für andere Reptilien angiebt, sondern ist ein durchaus ansehnliches Bündel. Der durch Edinger gewählte Name ist durchaus zutreffend, doch in Anbetracht dessen, dass auch aus dem großen Kern des Thalamus ein gleiches Faserbündel in das Vereinigungsgebiet des Infundibulartheils geräth, möchte ich ihn den Tractus thalamo-mamillaris anterior nennen.

Dass dieser Tractus, wie Edinger berichtet, in nächste Nähe des Fornixbündels geräth bei anderen Reptilien, mag wohl dadurch erklärbar sein — wie übrigens die tiefe Lage des Ganglion nuclei corticalis auf Edinger's Abbildung von Varanus (l. c. Taf. II Fig. 3) dafür deutlich spricht —, dass bei Varanus und wohl auch manch anderen Formen eine starke Koncentrirung im Zwischenhirn vermöge von rostral nach caudal gerichteten Druckes erfolgte.

Der Tractus thalamo-mamillaris posterior blieb auch Edinger unbekannt. Dieses Bündel (Fig. 7 *dv'*) zieht dorsal von dem vorderen Tractus, aber sonst in gleicher Lage wie jener nach caudalwärts, vermengt sich dann vielfach mit dem vorderen Tractus und endigt ganz wie dieser.

Wenn wir nun diese beiden Bahnen vergleichend behandeln und zu diesem Zwecke die Verhältnisse bei den Fischen berücksichtigen, so ergiebt es sich, dass diese beiden Bündel zusammen der medialen dorsoventralen Zwischenhirnbahn von Salmo (I. Th. Figg. 62,

63 *dv.zhb*) entsprechen, dass aber in Folge einer Differenzirung eines Thalamus in zwei verschiedene Kerne, in den großen Kern und in den Rindenkern, dieses Bündel sich in zwei Abschnitte gesondert hat. Es ist darum wohl berechtigt in Anbetracht eben dieser Verhältnisse andere Namen für die beiden gesonderten Bündel einzuführen, dabei aber sich zu vergegenwärtigen, dass die Summe beider Bündel der dorsoventralen Zwischenhirnbahn der Fische entspricht.

Gleich wie bei den Fischen (I. Th. Fig. 61 *bnom*) ist auch bei Emys der Nucleus opticus latero-anterior durch eine caudale Verbindungsbahn (Fig. 7 *bnom*) mit dem Vereinigungsgebiet verbunden[1]. Diese Bahn verlässt das Ganglion an dessen caudalem Ende, zieht nach ventralwärts, und zwar lateralwärts von den beiden Tracti thalamo-mamillares, und geräth dann in das Vereinigungsgebiet, doch konnte ich sie dort nicht weiter verfolgen.

Es geht aber der Thalamus auch noch andere Verbindungen mit dem Infundibulartheil und auch eine Verbindung mit dem metameren Hirn ein. Im ersten Theil beschrieb ich für Salmo unter dem Namen laterale dorsoventrale Zwischenhirnbahn (pag. 596—597, Fig. 61 *dvb*) ein dünneres Faserbündel, das auswärts und hinter der caudalen Verbindungsbahn des Nucleus opticus lateralis ventrocaudalwärts zieht und sich dann in der Höhe der Commissura ansulata in zwei Bündel theilt. Das hintere von diesen Bündeln begiebt sich in das metamere Hirn und verästelt sich hinter der Commissura ansulata im gemischten Längsfasersystem. Das vordere Bündel biegt rostralwärts, verästelt sich aber nur zum geringen Theil im Vereinigungsganglion des Zwischenhirns, während das Gros desselben in die Commissura postoptica inferior gelangt. Es entspringt die laterale dorsoventrale Zwischenhirnbahn bei Emys aus der ganzen rostrolateralen Seite des Rindenkernes. Am frontalsten Ende desselben, unterhalb der vorderen Thalamuswurzel des Opticus (Fig. 17), erkennt man sehr deutlich, dass aus dem ventrolateralen Theil des Rindenkerns ein Bündel Fasern lateralwärts zieht (roth), dann unterhalb des Opticus gelegen, das gemeinsame Vorderhirnbündel (*bvhb* + *f.thp*) umgreifend, ventralwärts gelangt und sich hier in der Commissura postoptica kreuzt. Diese

[1] Edinger berichtet über ein caudalwärtiges Bündel aus dem Nucleus opt. latero-anterior (Corpus genic. lat.), es ist mir jedoch nicht klar geworden, was für ein Bündel dieser »Stiel des Geniculatum« sein könnte, da er aber »rückwärts und aufwärts« ziehen soll (l. c. pag. 178), so wird es wohl die Verbindung zwischen dem Ganglion und dem Tectum opticum sein.

Kreuzung ist dann auch etwas weiter nach hinten noch gut zu beobachten (Fig. 18; siehe ferner Fig. 8 *c.po'*). Es sind hier vielfach diese Bündel mit jenen der Habenular-Zwischenhirnbahn vermengt und nur auf sagittalen Längsschnitten lässt es sich feststellen, dass dieses Fasersystem aus dem Thalamus caudalwärts ziehend in zwei Bündel zerfällt, von denen das ventrale, vom anderen lateralwärts gelegene diffuse Bündel (Figg. 8, 9 *dvb*) in den rostralen im Tuberculum impar gelegenen Theil der Commissura ansulata (Fig. 11 *t*) geräth und sich dort zu kreuzen scheint. Das dorsale Bündel (Fig. 8 *dvb'*) durchsetzt aber bloß diese Kommissur, um dann in dem Gebiet des gemischten Fasersystems vom metameren Hirn sich aufzulösen.

Jenem Theil der lateralen dorsoventralen Zwischenhirnbahn, der zur Commissura postoptica zieht, um sich dort zu kreuzen, gesellt sich ein lateral gelegenes Faserbündel (Fig. 9 *cpo'*), das dorsalwärts von der Commissura ansulata in das gemischte Fasersystem des metameren Hirns verfolgbar ist; zum Theil überschreiten aber diese Fasern das Vereinigungsgebiet des Zwischenhirns nicht (Fig. 8, 10). Ähnlich verhält es sich ja auch bei der Forelle. Oft habe ich den Eindruck erhalten, als wenn diese Fasern der Commissura postoptica, nachdem sie dieselbe verlassen, sich T-förmig theilten. Sollte sich dies bestätigen, so wäre es möglich, dass diese Fasern aus Ganglienzellen des Vereinigungsgebietes stammen, nach Passirung der Postopticalkommissur sich theilen und mit dem rostralen Aste in den Rindenkern, mit dem caudalen aber mit der anderseitigen Hälfte des Vereinigungsgebietes oder mit dem gemischten Fasersystem des metameren Hirns durch Vermittelung des centralen Nervennetzes in Konnex treten.

Ein anderes Fasersystem (Fig. 10 *tz*), das wohl identisch ist mit Edinger's centralem Haubengraubündel (l. c., Taf. II Fig. 4) und für das der Name Thalamo-Zwischenhirnbahn wohl passender ist, gelangt aus dem medianen Theil des rostralen Endes vom Rindenkern in das Vereinigungsgebiet und löst sich dort auf. Über ihm, doch stets in der Zellenschicht des Rindenkerns gelegen (ist auf den Abbildungen nicht eingezeichnet), zieht ein gleichfalls markhaltiges aber durchaus diffuses Fasersystem in das caudale Ende desselben Kernes, doch gelangen einzelne Fasern auch in den Nucleus opticus latero-anterior. Sie verbinden somit entweder Zellen mit Zellen des Kernes oder solche mit Zellen des Nucleus opticus latero-anterior auf die eine der beiden Weisen unter einander.

Über die oben besprochenen Verbindungen des Thalamus ist Edinger, so viel ich sehe, nicht ins Klare gekommen. Die Schuld daran mag der Umstand getragen haben, dass er solche Repräsentanten der Reptilien zu seiner Untersuchung gewählt hatte, die in Folge größerer Koncentration ein gedrungenes und darum schwerer zu enträthselndes Zwischenhirn besitzen. Auch scheint Edinger wenig Gewicht auf sagittale Längsschnitte gelegt zu haben als dies erforderlich wäre. Ich habe bereits weiter oben darauf hingewiesen, dass das, was Edinger als »Radiatio thalami« und »Tractus thalamo-spinalis?« (l. c., pag. 184) aufführt, thatsächlich nichts Anderes als die Bahn des gemischten Fasersystems plus Lateralbahn des metameren Hirns ist. Dies geht deutlich aus Fig. 5 seiner Tafel II hervor, auf welche Abbildung Edinger bei Gelegenheit seiner Schilderung sich beruft und aus seiner Aussage, »das laterale System« seiner Radiatio erstrecke »sich fast auf die ganze Höhe der Geniculata, das medialere« liege »wesentlich dorsal und« krümme »sich erst in der Höhe der Commissura posterior ventraler«. Ferner scheint es ihm, und dies spricht auch für meine Behauptung, dass ein Theil seiner Radiatio thalami in den Vorderseitenstrang (Lateralbahn, mihi) des Rückenmarkes sich erstrecke.

Anders verhält es sich mit seiner Lamina medullaris thalami, die sich ventral vom Nucleus magnus (sein N. rotundus) entwickeln soll und dann »nahe am Ganglion ectomamillare fast an die Hirnbasis« geräth. Dieses Bündel, vermuthet Edinger, sei identisch mit der »Thalamusschleife« der Säuger und darin mag er wohl recht haben, denn seine Lamina dürfte identisch sein mit dem dorsalen Bündel unserer latero-dorsoventralen Zwischenhirnbahn (Fig. 8 *dvb'*). Köppen's Schilderung über das ganze Zwischenhirn ist sehr oberflächlich und bleibt weit hinter jener Edinger's zurück; er hat von den Verbindungen des Thalamus mit anderen Hirntheilen nur sehr wenig gesehen. Edinger's Decussatio retroinfundibularis, die »median vom Geniculatum mediale zwischen diesem und dem Nucleus rotundus (N. magnus thalami, H.)« zieht, »wo sie dorsal entspringt« und dann in der Infundibularkommissur mit jenem der anderen Seite sich kreuzt, dürfte möglicher Weise identisch sein mit dem gekreuzten Theil des Tractus thalamo-mamillaris anterior, doch bringt er sie mit jenem, wie wir weiter oben sahen, nicht in Verbindung. Eine Klarstellung dieser Frage wäre erwünscht, es lässt sich aber bloß nach den Abbildungen nichts Sicheres aussagen.

Der Nucleus magnus thalami geht eine Verbindung durch ein

mächtiges, von breiten markhaltigen Fasern gebildetes Bündel mit dem Vorder- oder Großhirn ein. Ich nenne dieses Bündel Fasciculus thalamo-prosencephalicus. EDINGER's Verdienst ist es, diese Verbindung bei den Reptilien entdeckt und unter der Benennung Radiatio strio-thalamica zuerst geschildert zu haben. Seine diesbezüglichen Angaben fanden denn auch Bestätigung u. A. durch KÖPPEN und AD. MEYER. Unter der Bezeichnung Radiatio striothalamica versteht EDINGER jenes Bündel, das er in seinen früheren Schriften bei den Fischen »basales Vorderhirnbündel« genannt hat (4, pag. 357). Aus dem Großhirn in das Zwischenhirn gelangt, soll sich diese Radiatio in mehrere Züge spalten. Von diesen ist der dorsalste Zug der stärkste. »Er sondert sich in der Höhe, wo das Bündel über das Chiasma wegzieht, von der Gesammtmasse, und senkt sich, nachdem er nur wenig Fasern in den Nucleus anterior (Ganglion nuclei corticalis, H.) abgegeben hat, von unten und auch von vorn her in den großen Thalamuskern« (5, pag. 173). Dann hat EDINGER am Alligatorhirn feststellen können, dass ein Tractus im Nucleus anterior (Gangl. n. corticalis), ein Tractus medius im Nucleus magnus, ein Tractus internus im Nucleus diffusus (vielleicht unser N. corticalis) »und ein Tractus lateralis in den zerstreuten Zellen des caudalen Geniculatum-Abschnittes« endigt. Der Rest der Radiatio soll aber noch weiter caudalwärts reichen, doch bis wohin wurde nicht festgestellt. Diesen Angaben über den Alligatorbefund sind leider keine Abbildungen beigegeben.

Mit dem Vorgange EDINGER's, das basale Vorderhirnbündel der Fische bei den Reptilien in Radiatio strio-thalamica umzutaufen, kann ich mich nicht für einverstanden erklären, denn ein solches Verfahren würde ja die Annahme einer Homologie des basalen Vorderhirnbündels der Fische mit der Radiatio strio-thalamica voraussetzen, was durchaus verfehlt wäre. EDINGER's Radiatio strio-thalamica ist durchaus nicht homolog mit dem basalen Vorderhirnbündel der Fische, sondern bildet bloß eine durch die Ausbildung des Thalamus bedingte Abtrennung des dorsalen, das Vorderhirn mit dem Thalamusgebiet verbindenden Theiles desselben. Dies wird sich im Laufe der Erörterung ergeben. Andererseits kann ich auch die Bezeichnung Radiatio strio-thalamica nicht acceptiren, denn dies setzt wieder voraus, dass dieses Bündel den Thalamus bloß mit dem Striatum verbindet, was ja EDINGER allerdings annimmt. Es liegen aber für diese Behauptung heute keine triftigen Beweise vor und da meine Untersuchungen an Emys

mich davon überzeugt haben, dass Fasern auch aus der Hirnrinde in diese »Radiatio« gelangen, so habe ich Edinger's Benennung mit Fasciculus thalamo-prosencephalicus ersetzt. Die Neubenennung erfolgte also nicht willkürlich.

Das Verhalten des Fasciculus thalamo-prosencephalicus von Emys im Großhirn hier einstweilen übergehend, wollen wir ihn hier nur von der Stelle an schildern, an der er in das Zwischenhirn tritt. Er bildet hier (Fig. 6 *f.thp*) mit dem von ihm ventral gelegenen Theil des basalen Vorderhirnbündels (*bvhb*), das hier wohl am passendsten als sekundäres Vorderhirnbündel bezeichnet werden kann, aber der Kürze halber stets als Vorderhirnbündel angeführt werden soll, einen gemeinsamen im Querschnitt schön ovalen Faserstrang (Figg. 16, 17). Die Lage des Fasciculus lässt sich durch die Breite seiner Fasern jener der anderen gegenüber feststellen. Vielfach wird dieses ovale gemeinsame Bündel durchsetzt von dünnen Faserzügen, gebildet durch feine markhaltige und zum geringen Theil auch marklose Einzelfasern. Diese Bündelchen ziehen im Bogen von dorsolateral- nach medioventralwärts (Figg. 16, 17) und biegen in dieser Weise in der Gegend der Commissura postoptica in dieselbe, sich dort mit jenen der anderen Seitenhälfte kreuzend (Fig. 18). Über diese Kreuzungsfasern möge weiter unten noch berichtet werden. Schon an dieser Stelle hebt sich der Funiculus thalamo-prosencephalicus vom Vorderhirnbündel dadurch schärfer ab (Fig. 18), dass seine einzelnen Bündel anfangen dorsalwärts zu biegen. Hinter der Commissura postoptica biegt dann der ganze Fasciculus vom Vorderhirnbündel ab (Figg. 7, 8 *f.thp*) und nun liegt zwischen den beiden ein Längsfasersystem (Fig. 19 *f*), in dem verschiedene, bereits beschriebene Systeme, so u. A. der Rest des Lateralstranges und das gemischte Längsfasersystem des metameren Hirnes mit enthalten sind. Von nun an gelangen die einzelnen Bündelchen des Fasciculus, die, wie erwähnt, sich durch breite markhaltige Fasern auszeichnen, getrennt von einander in den großen Thalamuskern, diesen von allen Seiten kelchförmig umgreifend, aber auch seiner Höhe nach durchsetzend (Figg. 7—10). Nur im caudalsten Ende des Thalamus ziehen die letzten Bündel in medianer Lage aufwärts und lassen die laterale Hälfte des Kernes frei (Fig. 20). Diese Stelle wird dann eingenommen von einem Gewirr markhaltiger Fasern (β), das durch die Fasern der Opticuswurzel, des Tractus thalamo-tectalis und des Fasciculus thalamo-mamillaris posterius gebildet wird.

Trotzdem ich danach suchte konnte ich nie finden, dass aus

dem Fasciculus thalamo-prosencephalicus Fasern in ein anderes Kerngebiet als in jenes des Nucleus magnus thalami gelangt wären; auch hört mit diesem Kern das Bündel völlig auf. In dem großen Thalamuskern bilden die Fasern des Fasciculus ein dichtes Gewirr um die Zellen herum. Sie enden entweder im centralen Nervennetz des großen Thalamuskernes oder es entspringen Fortsätze auch aus dessen großen Ganglienzellen, die sich dann den einzelnen Faserbündeln beimengen. Es wäre also der Fasciculus thalamo-prosencephalicus eine solche Verbindungsbahn, die sowohl nach dem Großhirn als auch von dort in den großen Thalamuskern leitet.

Unter der Bezeichnung »basales Längsbündel zur Taenia thalami« beschreibt Ad. Meyer (14, pag. 87) ein Bündel von Fasern, welches die ventrolaterale Seite des Striatum umgreifend, »aus der lateralen Mantelzone« zur Taenia thalami gelangt. Mit diesem Bündel ist wohl identisch ein Faserbündel »unbekannter Herkunft«, das Edinger und Wallenberg (8, pag. 251) bei den Vögeln (Taube) provisorisch Tractus strio-habenularis nennen. Es »sondert sich im frontalen Thalamusgebiete aus der Radiatio strio-thalamica ab, um, dorsal ziehend, der Taenia sich anzuschließen«. Besonders aus ihrer Abbildung (Fig. 3) geht hervor, dass jener Faserzug, der sich ventralwärts aus dem lateralen Boden des Vorderhirns, also aus dem ventro-peripheren Theil des Striatum zur »Taenia« begiebt, dasselbe Bündel sein muss, welches Ed. Meyer für die Reptilien unter dem obigen Namen beschrieb und welches ich soeben schildern will. Ich bezeichne ihn als Fasciculus thalamo-epistriaticus. Nach eigenen Untersuchungen bei Emys umgiebt er, schalenförmig umgreifend (Figg. 16—20 *f.sth*), in völlig peripherer Lage den ganzen caudalen Theil des Striatum und reicht nach vorn zu, medianst an der Stelle, wo der Tractus bulbo-striatus um den gemeinsamen Strang des basalen Vorderhirnbündels und des Fasciculus thalamo-prosencephalicus sich sichelförmig nach oben biegt (Fig. 4 *tbs'*), bis oberhalb desselben mit seinen Fasern (*f.sth*). Hier endet dieser Theil des Fasciculus strio-thalamicus. Lateralwärts reicht er bis zur Grenze zwischen Striatum und Pallium, ohne jedoch letzteres zu erreichen (Fig. 16). Auf frontalen Querschnitten lässt es sich nicht feststellen, wohin er sich im Zwischenhirn begiebt, man erkennt bloß, dass er im frontalsten Theil des Thalamus sich der vorderen Thalamuswurzel des Opticus lateralwärts fest anlagert (Fig. 16, 17). Erst horizontale Längsschnitte belehren darüber, dass dieser Fasciculus frontal von dem Thalamus, diesen umgreifend (Fig. 37 *f.sth*), sich medianwärts

wendet und in den medianen Theil des Nucleus corticalis thalami (*th.o'*) gelangt, um dort zu enden oder möglicher Weise zu beginnen. Ein Theil seiner Fasern gelangt zwar auch etwas weiter dorsalwärts (Fig. 36 *f.sth*), doch verbleiben sie auch dort in demselben Kern. Der Fasciculus strio-thalamicus kreuzt dorsal den Fasciculus thalamo-prosencephalicus und ich glaube kaum, dass er sich von diesem abgetrennt hätte.

Bevor ich auf weitere Schilderungen eingehen möchte, will ich versuchen, an der Hand von EDINGER's Arbeit die Verhältnisse der Thalamuskerne anderer Reptilien mit jenen von Emys zu vergleichen. Die auf vor EDINGER's Arbeit entfallende Litteratur ist bei ihm berücksichtigt und ich kann, um Weitschweifigkeiten zu entgehen, dieselbe im Großen und Ganzen bei Seite lassen.

Der Nucleus anterius thalami EDINGER's entspricht, wie schon erwähnt wurde, unserem Ganglion nuclei corticalis. Der vielfach beschriebene Nucleus rotundus thalami ist gleichfalls einheitlich bei den untersuchten Formen. EDINGER's Nucleus diffusus thalami entspricht unserem Nucleus corticalis, was daraus hervorgeht, dass er bis dicht unter das Corpus habenulae reichen soll. Immerhin scheint dieser Kern bei den von EDINGER untersuchten Formen nicht in der schönen corticalen Weise angeordnet zu sein wie bei Emys. Bisher wären also die Kernverhältnisse denen von Emys ziemlich ähnlich. Nun beschreibt aber EDINGER unter dem Namen »Nucleus reuniens« einen unpaaren Kern, der, wie wir sahen, bei Emys fehlt. »Bei den Schildkröten und bei den Sauriern, auch bei einigen Schlangen«, meint EDINGER, »treten die Massen des Nucleus diffusus dicht hinter dem Nucleus rotundus von beiden Seiten her über die Mittellinie hinweg mit einander in Verbindung. So entsteht eine Querverbindung, welche den dritten Ventrikel in einen ventralen und einen dorsalen Abschnitt theilt, eine echte Commissura mollis«. Diese bei Python zuerst von RABL-RÜCKHARD (19) beschriebene Kommissur soll auch bei den Eidechsen fehlen, während bei den Crocodilinen in der Mitte derselben »ein mächtiger wohl abgeschlossener Kern«, EDINGER's Nucleus reuniens, sich befindet. Die aus diesem Ganglion entspringenden markhaltigen Nervenfasern gelangen jederseits bis zur Peripherie des Zwischenhirns. Ausdrücklich betont der Entdecker dieses Ganglions, dass es sich um kein Homologon der Commissura mollis handelt, obgleich er weiter oben, wie wir sahen, von einer »echten Commissura mollis« spricht. Ich nehme aber an, dass sich EDINGER verschrieben hat, denn er begründet weiter unten

seine Annahme, es handele sich um kein Homologon der Commissura mollis der Säuger, damit, dass jene Kommissur bei den Säugern nicht kernhaltig sei. Es wird dieser Kern nach EDINGER »vom centralen Höhlengrau gebildet«.

Der Umstand, dass dieses Ganglion reuniens keine allgemeine Verbreitung bei den Reptilien besitzt, sondern den Sauriern fehlt, ferner auch in einer und derselben Gruppe einer Form abgehen kann, wie der Emys unter den Cheloniern, gestattet es, über dieses Ganglion uns Klarheit zu verschaffen. Es gehört dem »centralen Höhlengrau« oder unserer subependymalen Ganglienzelllage an, welche ursprünglich bei den Fischen zur Bildung des primären Nucleus anterior thalami diente und in welche, wie wir sahen, auch der Nucleus corticalis der Reptilien sich fortsetzt. Zukünftige Untersuchungen werden uns darüber aufzuklären haben, ob der Nucleus reuniens noch dem Thalamusgebiet angehört oder nicht, behaupten lässt es sich aber jetzt schon, dass diese Zellanhäufung in Folge von Koncentration im Thalamusgebiet entstand und durch Verwachsung mit jenem der anderen Seite zu einem unpaaren Kern der subependymalen Ganglienzellschicht wurde, die ja vielfach zum Ausgange von umschriebenen Kernbildungen im ganzen Gebiete des Gehirns diente und als Urschicht des Hirns zu betrachten ist. Durch solche mediane Verwachsung entstand ja die Commissura mollis zwischen den beiderseitigen Thalamushälften, die ja auch den Reptilien nicht fehlt, und zu weiteren Differenzirungen bei den Säugethieren dient. Auch ist das »Tuberculum impar« der Teleostier auf diese Weise entstanden. Die aus dem Nucleus reuniens ausstrahlenden Faserzüge markhaltiger Elemente werden aber in die Kategorie des noch zu beschreibenden Fasersystems zu stellen sein. Auch wäre noch zu bemerken, dass der Nucleus reuniens unabhängig in den einzelnen Abtheilungen der Reptilien entstehen musste, was bei dessen weiterer Berücksichtigung nicht vergessen werden darf.

Das was EDINGER unter Corpus geniculatum laterale (unser Nucleus opticus latero-anterius) beschreibt, deckt sich nicht mit unserem Kern bei Emys, sondern fasst noch einen guten Theil vom lateralen Abschnitt des Nucleus corticalis in sich. So meint er, das Geniculatum laterale sei breit genug, um den ganzen Thalamus lateralwärts zu decken und ragt dorsal bis fast in die Höhe des Epithalamus, also des Ganglion habenulae (sic!). Auch meint EDINGER, dass es so sei wie P. RAMON Y CAJAL für Cameleo beschrieben, es ließen sich mehrere Einzelabtheilungen an diesem Ganglion auch bei meh-

reren anderen Reptilien unterscheiden, aber es bilde das Ganze doch eine fast einheitliche Platte und es scheine darum EDINGER kein Grund vorzuliegen, um eine Trennung im Sinne RAMON's vorzunehmen. Außerdem haben wir es schon gesehen, dass EDINGER über die Verbindungen des Nucleus opticus latero-anterior nicht ins Klare kam. Bevor also hier ein Urtheil über eingetretene Differenzirung abgegeben werden könnte, müsste dieser Kern bei den von EDINGER studirten Reptilien eingehender untersucht werden.

Das subependymale Fasersystem, welches wir jetzt erledigen wollen, ist von allen neueren Autoren, die über das Reptilienhirn geschrieben haben, gesehen worden. So zeichnet es EDINGER fast auf allen seinen Abbildungen in seiner Zwischenhirnarbeit. Es ist ferner dasselbe Fasersystem, welches bei den Säugethieren zuerst durch SCHÜTZ bekannt wurde und dort von v. KOELLIKER (12) unter dem Namen »dorsoventrale Faserung« aufgeführt wird und im III. Theil vorliegender Studie noch ausführlich erörtert werden soll. Bei den Reptilien besteht es aus feinsten markhaltigen Fasern, die zum größten Theil dorsoventral aber auch rostrocaudal gerichtet sind. Es lagert stets zwischen der ependymalen Ganglienzellschicht und dem Ependym in jener neurogliareichen feingewebigen Schicht, die eben jene Stelle ausfüllt (Figg. 18—21; 36—38; 43 *f.vi*) und durchzieht so nicht bloß das Zwischenhirn, sondern auch das gesammte metamere Hirn (Figg. 23—29). Da das subependymale Fasersystem erst postembryonal markhaltig wird, so konnte ich vermittels der GOLGI'schen Methode noch bei hochentwickelten Embryonen mir Klarheit über seine Bedeutung verschaffen. Wie es solche Präparate (Fig. 22) deutlich zeigen, handelt es sich hier, gleichviel wo das Fasersystem liegt, um zumeist sehr lange, nur wenig verzweigte Fortsätze der Ganglienzellen aus der subependymalen Lage (*a*), welche in die Zwischenschicht (*b*) zwischen Ependym und die Ganglienzelllage gerathen, sich in zwei entgegengesetzt verlaufende Äste theilen. Diese Äste geben zwar vielfach Nebenäste ab, verzweigen sich aber erst in oft sehr weit von ihrem Ursprung gelegenen Stellen, stets oberhalb der Ganglienzellschicht. Dadurch, dass solche lange Netzfortsätze sich vielfach an einander lagern, kommt eben jenes Fasersystem zu Stande. Es verbinden also diese Netzfasern vermittels jenes centralen Nervennetzes, welches zwischen der Ganglienzellschicht und dem Ependym liegt und welches ich in der Vagusgegend auf seine Zusammensetzung hin ausführlichst beschrieben habe (9), die verschiedensten Stellen der subependymalen

Ganglienzellschicht unter einander. In der Thalamusgegend zieht ein Theil des Fasersystems (Fig. 18, 19 *fvi*) von der oberen Begrenzung des Nucleus corticalis, aus dessen Zellen stammend, in der sogenannten Commissura mollis ventralwärts und verbindet zum Theil jenen Abschnitt des Nucleus corticalis mit der ependymalen Zelllage des Infundibulartheiles (Figg. 20, 21 *fvi*). Eine andere Bündelschicht verbindet wieder den ventralen Abschnitt desselben Kernes (Fig. 18, 19 *fvi'*) gleichfalls mit der genannten Zelllage des Infundibulartheiles. Aber auch längsgerichtete Faserungen vermitteln Verbindungen zwischen den verschiedensten Stellen der ependymalen Zelllage und zwar gehen so gerichtete Fasern auch in das metamere Hirn kontinuirlich über (Fig. 38). In gleicher Lage finden wir dieses eine völlig kontinuirliche Lage bildende Fasersystem auch im metameren Hirn wieder (Figg. 23, 24) und da die untere Ganglienzellschicht des Tectum opticum nichts weiter als eine direkte Fortsetzung der ependymalen Ganglienzelllage ist, so setzt sich diese Nervenfaserschicht naturgemäß von dort gleichfalls ohne jede Unterbrechung in den ventralen Abschnitt des metameren Hirns fort (Figg. 25—27). Aber auch in der Gegend des Kleinhirns finden wir diese Schicht, freilich hier vielfach vermengt mit Fasersystemen von anderer Bedeutung (Figg. 29—33).

Wir hätten nun noch vom Zwischenhirn den Hypothalamus oder Infundibulartheil zu besprechen. Als Nucleus endopeduncularis beschreibt Edinger einen »lateral vom basalen Vorderhirnbündel, zum Theil auch in seine Faserung eingebettet« liegenden langgestreckten Kern, der bis zum »Mittelhirnanfang« verfolgbar ist und aus großen multipolaren Zellen besteht. »In der Höhe des Chiasma etwa ist er am stärksten entwickelt — Tropidonotus —, aber in den davon caudalen Ebenen entfernt er sich allmählich ventralwärts tretend von der Faserung des Vorderhirnbündels und liegt über dem Tractus opticus« (5, pag. 177). Zu merken wäre es, dass Edinger, wie schon erwähnt, unter basalem Vorderhirnbündel eigentlich seinen Tractus strio-thalamicus oder unsern Fasciculus thalamoprosencephalicus versteht, den er noch zum Thalamus rechnet. Zum Hypothalamus rechnet er das Infundibulum, den Saccus vasculosus[1], das Tuber cinereum und das Corpus mamillare. Gleich hinter dem Chiasma befindet sich das relativ mächtige Tuber cinereum, caudal

[1] Wie ich in meiner Arbeit über die Hypophyse gezeigt habe (10), giebt es bei den Reptilien keinen Saccus vasculosus, sondern bloß einen Recessus infundibuli.

davon das Infundibulum. Neben dem Tuber cinereum liegt jederseits ein Corpus mamillare und die caudale Wand des Hypothalamus ist von mehreren Kommissurensystemen durchquert, die Edinger als Decussatio retroinfundibularis zusammenfasst. Lateral und dorsal von jedem Corpus mamillare und caudalwärts vom Opticus liegt ein »kleiner Körper, aus dem Fasern opticuswärts ziehen und innerhalb des Chiasma verschwinden«. Diesen »Körper« nennt Edinger Ganglion ectomamillare (Ganglion pedunculare Bellonci's). Im Tuber cinereum, meint ferner Edinger, ließe sich die »Innenschicht, welche vom centralen Höhlengrau gebildet wird, vielleicht etwas abscheiden von der eigentlichen Tubermasse, die als Ganglion tuberis ... bezeichnet werden mag«. Da dieses angebliche Ganglion an den angeführten Figuren nicht bezeichnet ist[1], so bleibt es der Nachwelt vorbehalten, zu entziffern, wo dieses Ganglion liegt. In diesem Ganglion befindet sich eine »Kreuzung aus der seitlichen Tuberwand« und endet der Tractus strio-hypothalamicus, doch lässt sich nach der Abbildung (Taf. II Fig. 3) von Varanus auch nicht vermuthen, was diese Faserung eigentlich sei.

Ins Corpus mamillare gerathen der Fornix, der bereits erwähnte Tractus thalamo-mamillaris, der Tractus mamillo-tegmentalis und strio-mamillaris. All diese Züge mögen noch an specieller Stelle angeführt werden und ich will nun meine eigenen Beobachtungen über Emys mittheilen.

Bevor dies aber erfolgen würde, mögen zuvor die diesbezüglichen Zustände bei den Fischen wiederholt werden. Der Infundibulartheil der Teleostier lässt sich eintheilen in einen medianen Abschnitt, das Infundibulum selbst, das sich in den Saccus vasculosus fortsetzt und in zwei laterale Wände, von denen jede sich zu einem Lobus inferior aufbuchtet, deren Ausbildung in Folge einer mächtigeren Ganglienmasse bedingt wurde. Die Ganglienzellschicht dieser Lobi setzt sich dorsalwärts in eine großzellige Ganglienzellanhäufung fort, die weit hinauf dorsalwärts sich erstreckt und von jenem des Lobus nicht zu trennen ist. Diese gesammte Ganglienzelllage nenne ich das Vereinigungsgebiet und jenen großzelligen Theil davon das Vereinigungsganglion. Aus diesem Ganglion hat sich ein dorsolateraler Theil durch Koncentration in eigenartiger Weise besonders mächtig entfaltet, nämlich der paarige Nucleus rotundus. Das ventrale paarige Zwischenhirnganglion der Selachier befindet sich am Boden vor dem

[1] Die eine Figur, Taf. III Fig. 4, ist überhaupt eine bloße Umrisszeichnung mit Eintragung des Opticus.

eigentlichen Infundibulum und ist darum schon dem Nucleus rotundus der Teleostier nicht ohne Weiteres gleichzustellen. Eher würde es sein Homologon in den geringen gangliösen Differenzirungen der eigentlichen, medianwärts von den Lobi gelegenen lateralen Wand des Infundibulums finden oder aber, und dies ist das Wahrscheinlichste, es fasst sowohl diese Differenzirungen als auch, so weit es seine frontalen Enden betrifft, den Nucleus rotundus in sich. Auf keinen Fall aber lassen sich, bei der eigenartigen Gestaltung der Infundibulargegend der Teleostier, die beiden Gebilde direkt mit einander vergleichen.

Dies im Auge behaltend, mögen die Zustände bei Emys beurtheilt werden. Die Vorwölbung gleich hinter dem Chiasma, die Edinger, wohl das Gebilde gleichen Namens bei den Säugern im Auge habend, als Tuber cinereum bezeichnet, entspricht seiner Lage nach jener Stelle am Fischhirne, an der sich jederseits ein Lobus inferior ausbuchtet. Eine solche Ausbuchtung ist jedoch bei den Reptilien nicht vorhanden, sondern das ganze Gebilde (Fig. 19 *l.inf*) stellt einen unpaaren Hügel vor, der sich dann caudalwärts ganz kontinuirlich in das Infundibulum fortsetzt. Dieses stellt aber bei den Reptilien keinen so wohl umschriebenen Abschnitt vor, wie bei den Fischen und ist nur ein ganz kurzes Gebilde, das alsbald sich in den Recessus infundibuli fortsetzt (Fig. 11). Es besitzt eine dünne ventrale ganglienzelllose und je eine dickere laterale Wand, die eine ansehnliche Ganglienzellschicht besitzt (Fig. 23 *J*). Die ventrale Wand ist der lateralen gegenüber durch eine seichte Furche jederseits abgegrenzt, die ventralen aber gehen ohne jede Grenze in die Wände des sogenannten Tuber cinereum über. Im Beginn der ventralen Wand führt diese eine bloß einschichtige ependymale Ganglienzelllage (Fig. 20), welche allmählich in die der Seitenwände sich fortsetzt, nach caudalwärts zu aber wie gesagt aufhört. Es lässt sich also die Sache so auffassen, dass jene seitliche Stelle am Infundibulartheil, welche bei den Fischen sich zu dem Lobus inferior jederseits aufbuchtet, bei den Reptilien eine ansehnliche dicke Wand bildend, sich ganz kontinuirlich in die Seitenwände des Infundibulums fortsetzt. Die Homologie dieser Seitenwände mit den Lobi inferiores ist somit klar und um dies zu kennzeichnen, nenne ich diese Seitenwände auch Lobi inferiores. Der Grund, warum in dem Vereinigungsgebiet die Lobi inferiores nicht mehr in ihrer früheren Form sich erhielten, liegt aber darin, dass die Ganglienzellschicht des Vereinigungsgebietes

sich nach dorsalwärts im Zwischenhirn ausdehnt, was allerdings wieder durch irgend eine andere Ursache bedingt werden musste. Thatsächlich finden wir denn auch bei Emys, dass die Ganglienzellmasse des Vereinigungsgebietes rostralwärts weit hinauf reicht (Figg. 8, 9 *vg*). Am dichtesten lagern diese Zellen im ventralen Abschnitt und werden um so schütterer, je weiter oben die Zelllage reicht. Nur caudalwärts in der Gegend des Infundibulum, also am distalen Ende des Vereinigungsgebietes, kommt es daselbst zu einer dichteren Anhäufung (Figg. 21 23 *vg'*). Es kommt somit bei Emys zu keiner nennenswerthen Koncentrirung von Ganglienzellen an irgend einer Stelle des Vereinigungsgebietes. Dies soll aber nach Edinger bei Varanus u. A. anders sein, denn hier kommt es zu einer Ausbildung des Nucleus endopeduncularis und hierdurch nähern sich diese Reptilien den Verhältnissen bei den Säugethieren.

Das primitive Ganglion mamillare oder dessen erste phyletische Anlage befindet sich jederseits über dem Infundibulum (Fig. 9 *gm*). Wie es Querschnitte zeigen, entwickelt sich dieses Ganglion des Vereinigungsgebietes nicht durch Koncentration aus dessen Zellen, sondern direkt aus der bildungsfähigen subependymalen Ganglienzelllage derselben Gegend. Dies ist daraus deutlich zu ersehen, dass an seinem rostralen Ende das Ganglion mamillare mit dieser Zellschicht noch zusammenhängt (Fig. 21 *gm*).

Wollen wir nun diese Verhältnisse der Reptilien mit jenen der Fische vergleichen, so kommen wir zu dem Resultat, dass die Ganglienzelllage des Vereinigungsgebietes bei den Fischen keine solchen Differenzirungen eingegangen ist, die sich als solche auf die Reptilien vererbt hätten, sondern es finden sich bei den Reptilien zwar eigenartige doch indifferente Zustände vor, aus denen sich dann die der Säugethiere, wie wir dies im dritten Theil dieser Studien sehen werden, weiter entwickelten. Wir kommen aber auch zu dem Ergebnis, dass die Vorinfundibulargegend, wenigstens was die äußere Form betrifft, durch äußere, ich meine craniale Umgestaltungen vielfach beeinflusst wurde.

Die Faserzüge, welche im Vereinigungsgebiete enden, bezw. dort entspringen, wurden mit Ausnahme eines einzigen Faserbündels besprochen. Dieses Faserbündel ist jener Rest aus dem primären basalen Vorderhirnbündel der Fische, der nach Abzug des Fasciculus thalamo-prosencephalicus übrig bleibt, also beiläufig die Hälfte. Das Verhalten dieses Bündels, das am besten aus obigen Gründen das sekundäre basale Vorderhirnbündel genannt werden

könnte, im Vorhirn möge erst im nächsten Abschnitt besprochen werden, hier interessirt uns einstweilen nur sein Verhalten im Zwischenhirn. Es wurde schon bei Gelegenheit der Beschreibung des Fasciculus thalamo-prosencephalicus berichtet, dass diese beiden Bündel, einen gemeinsamen Strang bildend, aus dem Großhirn in das Zwischenhirn gelangen (Figg. 16, 17). Jener ventrale Theil dieses gemeinsamen Stranges, welcher das basale Vorderhirnbündel (*bvhb*) in sich birgt, ist weniger kompakt und nur am lateralen Randtheile liegen dickere Fasern fester bei einander (Figg. 16—18), der mediale Theil aber besteht nur aus lockeren Faserzügen und zwischen diesen liegen einzelne Ganglienzellen des Vereinigungsgebietes. Auch sind hier die bereits erwähnten vertikalen Faserzüge für die Commissura postoptica vorhanden. Erst nachdem der Fasciculus thalamo-prosencephalicus sich abgezweigt, vereinigt sich das basale Vorderhirnbündel zu einem einheitlichen Strang (Fig. 19 *bvhb*). Aus seinem Strang splittern sich hinter der Commissura postoptica in einem fort vertikal ziehend Fasern (Fig. 19 *α*) im ventralen Theil des Vereinigungsgebietes auf, bis schließlich in der Infundibulargegend von dem Bündel nur noch wenig (*bvhb*) übrig bleibt und in der Gegend der »Ganglia geniculata« davon nichts mehr zu erkennen ist. Sein Platz wird dort (Fig. 21) durch ein von caudal nach rostroventralwärts gerichtetes Bündelsystem (*M* + *ll*) eingenommen, das die Summe der Endfasern vom gemischten Fasersystem und der Lateralbahn des metameren Hirns ist. Dieses Verhalten lässt sich auch an sagittalen (Figg. 6, 7 *bvhb*) und horizontalen Längsschnitten (Fig. 38 *bvhb*) deutlich erkennen. Es endigt (oder beginnt) somit das sekundäre basale Vorderhirnbündel mit der Mehrzahl seiner Fasern in dem Vereinigungsgebiet derselben Seitenhälfte. Ein kleiner Theil scheint aber, in der Commissura infundibularis sich kreuzend (Fig. 41 *c*), in die anderseitige Hälfte des Vereinigungsgebietes (*vg*) zu gelangen. Diesen Eindruck habe ich mehrere Male erhalten, und außerdem existirt auch eine Abbildung von Ad. Meyer (l. c., Fig. 31) und eine solche von Köppen (l. c., Fig. 36), die hierfür sprechen. Manchmal auf feineren sagittalen Längsschnitten Weigert-scher Präparate habe ich beobachtet, dass einzelne Fasern aus dem basalen Vorderhirnbündel hinter der Commissura postoptica sich gabelig oder öfter auch fast unter rechtem Winkel theilten und dass der obere Ast dann dorsalwärts der Thalamusgegend zu sich begiebt, aber bald darauf sich im Gewirre der Fasern verliert. Es ist dies ein Befund, auf den bei den Säugethieren noch Rücksicht

zu nehmen sein wird. Nach diesen Beobachtungen würde somit das sekundäre basale Vorderhirnbündel auch bei Emys nicht ins metamere Hirn dringen.

Schon mehrere Male erwähnte ich Fasern, die aus dem gemeinsamen Strang des basalen Vorderhirnbündels und des Fasciculus thalamo-prosencephalicus in die Commissura postoptica gerathen und, nachdem sie sich hier mit jenen der anderen Seite gekreuzt haben, im frontalsten Theil des Vereinigungsgebietes enden. Es sind dies dieselben Fasern, die Bellonci bereits gesehen, erwähnt und für Tropidonotus abgebildet hat (22, Figg. 16, 17 *ci'*), ohne über ihr Wesen ins Reine zu kommen, wesshalb er sie auch nicht benannte. Es fällt nicht leicht festzustellen, wo diese Fasern herkommen, und nur horizontale Längsschnitte, die etwas tiefer wie der Fig. 37 vorgelegene Schnitt geführt wurden, ließen erkennen, dass ein Theil dieser Fasern aus dem Fasciculus thalamo-epistriaticus herrührt. Einen anderen Zuschuss gewährt aber auch die »Fornixsäule« (Fig. 7 *Cf*) zu diesem Bündelsystem, was an sagittalen Längsschnitten festgestellt wurde. Der größere Theil des »Fornix« zieht aber weiter ventro-caudalwärts, wie dies Edinger richtig angiebt, und hört in der Gegend des Ganglion mamillare auf, zuvor ein Bündel durch den vordersten Theil der Infundibularkommissur auf die anderseitige Hälfte dieser Gegend sendend.

In der Commissura postoptica (Commissura inferior Bellonci s. Decussatio transversa Edinger's) lassen sich drei hinter einander lagernde Theile unterscheiden. Das caudalste Querbündel (Fig. 41 *c.po'''*) gehört dem ventralsten Vereinigungsgebiete des Zwischenhirns an und lässt sich wohl der Commissura nucleorum rotunda der Knochenfische gleichstellen. Der frontale und mittlere Abschnitt gehören aber zusammen, indem in höher gelegenen Horizontalebenen deutlich zu erkennen ist, dass in dem vorderen Abschnitt (*c.po'*) die Fasern aus den bereits beschriebenen Bündelsystemen an die Commissura treten und, sich medianwärts mit denen der anderen Hälfte kreuzend, in die anderseitige Hälfte des mittleren Kommissurenabschnittes (*c.po''*) gelangen[1].

Die besonders bei Teleostiern ganz isolirte Commissura in-

[1] Bellonci beschreibt unter der Bezeichnung »dicke Fibrae ansulatae« (22, pag. 8) gewisse breite Fasern, die in der Commissura postoptica sich kreuzen sollen und nach oben zu bis unter den Lobus opticus verfolgbar sind. Über ihre Bedeutung wird nichts ausgesagt. Dickere Fasern habe ich oft gesehen, bin aber der Meinung, dass sie nur besonders dicke Opticusfasern sind.

fundibularis (Fig. 11 *c'*) berührt bei Emys, und so wird es wohl bei allen Reptilien sein, die hinter dem Tuberculum impar posterius (*t*) gelegene Tubercularkreuzung, und diese ihrerseits stößt wieder fest an die Commissura ansulata — ja liegt sogar theilweise über ihr (Fig. 25) — so, dass auf sagittalen Längsschnitten die Grenze aller drei Querfaserungen verschwindet. Andererseits stößt die Commissura ansulata caudalwärts auch ohne Abgrenzung an die ventrale Querfaserung des metameren motorischen Hirnabschnittes, und an der Berührungsstelle vermengen sich die Fasern beider mit einander.

Es lässt sich schwer feststellen, welchen Theil der Infundibularkommissur Edinger (5, pag. 195) als »Decussatio retroinfundibularis« bezeichnet. Die Fornixkreuzung befindet sich im allervordersten Abschnitt der Infundibularkreuzung, und da Edinger meint, die Stärke seiner Decussatio hänge von jener des Fornix ab, so würde möglicherweise nur der frontale Abschnitt der Kommissur gemeint sein. Eine genauere Definition mit Berücksichtigung von sagittalen Längsschnitten wäre für das Verständnis sehr erwünscht gewesen.

Die ventrale Wand des Zwischenhirns wurde weiter oben schon erörtert, und ich gehe nun über zur Besprechung des Vorder- oder Großhirns.

B. Vorder- oder Großhirn.

Edinger (4, pag. 330—341) giebt eine zutreffende Schilderung von den äußeren und allgemeinen Verhältnissen des Großhirns der Reptilien und es möge darum hier von einem solchen meinerseits Abstand genommen werden. Auch hat Ad. Meyer (14) die äußeren Verhältnisse von Lacerta, Iguana, Anguis, Callopeltis, Testudo und Chelone ausführlichst erörtert und es liegt auch eine sehr eingehende diesbezügliche Beschreibung des Alligatorhirns von Rabl-Rückhard vor (20).

Edinger verwahrt sich mit Recht dagegen, dem Vorgange Herrick's (11, 12) gemäß, den Großhirnmantel der Reptilien in einen Lobus frontalis, parietalis und occipitalis einzutheilen, denn diese Bezirke entstehen erst bei weiterer Differenzirung des Hirnmantels. So tritt der Lobus frontalis überhaupt erst bei den Primaten auf und auch der Lobus occipitalis, der ja bekanntlich Beziehungen zum Sehnervenursprung hat, tritt erst bei den Säugethieren auf. Die Rinde überzieht nach Edinger überall den Mantel und nur an der medialen Seite am »Septum« erreicht sie nicht die Hirnbasis. Jene dor-

salwärts gekrümmte Linie, welche am Septum die Grenze der Rinde bildet, wird Fissura arcuata septi genannt. Dorsal von ihr befinden sich Längsfaserzüge, die, von ventralwärts kommend, in frontalen Gebieten allmählich aufhören. Caudalwärts wird die Fissur immer breiter und die weißen Fasermassen gelangen immer mehr peripherwärts. Hinten im Grunde der Spalte befindet sich eine »Hervorragung an der freien Rindenwand der Hemisphäre«, die »wesentlich ihre Fasern zum Fornix und zum Psalterium, auch zur Commissura anterior sendet« und den Namen »Fornixleiste« erhält. Die verbreiterte Fornixleiste dorsal von der vorderen Kommissur, wo die Markmassen frei zu Tage liegen, und von wo aus sie zu ihren Endstätten gelangen, wird als Markfeld der Innenwand genannt. Der ventrale Theil des Septum wird noch zur »Riechformation« gerechnet. Er wird von dem »Tractus cortico-olfactorius septi« über- und durchzogen, welcher Tractus dorsalwärts von der Fissura arcuata septi von ventro-rostral nach oben und hinten ziehend, in die Hirnrinde sich begiebt. Jener Theil der »Riechformation«, die an der medialen Wand liegt, führt den Namen Area parolfactoria (Broca); sie ist frontalwärts mächtiger und verstreicht caudalwärts allmählich. Das Septum setzt sich caudalwärts in die Schlussplatte fort, in der wieder das Kommissurensystem des Großhirns liegt. Von solchen unterscheidet Edinger Stamm- und Mantelkommissuren. »Der ersteren sind drei Bündel der Commissura anterior zuzurechnen, der letzteren eine vordere und hintere Palliumcommissur«; doch ist letztere nicht bei allen Reptilien nachweisbar. Als Ammonsrinde wird jene bezeichnet, »welche das dorsale Gebiet der Scheidewand überzieht und sich über die Hirnkante hinweg verlängert«. Aus dieser entspringt der Fornix und ein Psalterium befindet sich zwischen den beiderseitigen Rindenfeldern. Edinger hält es für wahrscheinlich, dass in der Ammonsrinde der Reptilien sowohl die Elemente dieser Rinde als auch jene des Gyrus limbicus mit enthalten sind.

Was der Lage nach mit der Fimbria der Säugethiere gleichzustellen wäre und Fornix und Psalterium entsendet, ist dieser nur in so fern homolog, als sie u. A. auch die Elemente der Fimbria enthält. Die reichen Adergeflechte werden ausführlichst berücksichtigt und auch ein Außen- und Innenhorn beschrieben.

»Aus dem Stammganglion, aus dem basilaren Abschnitt der Scheidewand und aus der Hirnrinde entspringt die Faserung, welche das Vorderhirn theils in sich, theils mit tiefer liegenden Centren verknüpft.« Das Vorderhirn wird mit den

Ganglien des Zwischenhirns verbunden, doch ist eine solche Verbindung mit dem »Mittelhirn« nur wahrscheinlich (mir ist eine solche nie begegnet). Auch Fasern zum Kleinhirn, der Oblongata und zu dem Rückenmark wurden nicht gefunden.

Bei der Beschreibung des Großhirns von Emys wollen wir gleich mit dem rostralen Theil, also mit dem centralen Geruchsapparat, beginnen und alle die Verbindungen schildern, die mit ihm andere Centren verbinden. Außer dem Lobus und der Area praeolfactoria rechnet Edinger zum »Riechapparat« das Rindenfeld in der mediodorsalen Rinde, das Epistriatum, die Habenularganglien und das Corpus mamillare. Wenn nun, — und ich habe schon im ersten Theil dieser Studien dies Edinger gegenüber zugegeben — das Riechorgan bei der Ausbildung des Vorderhirns der Wirbelthiere tief eingegriffen hat, so ist es doch unrichtig, Gebilde wie die Habenularganglien und die ja erst sekundär aus dem Vereinigungsgebiet bei den Reptilien in primitivster Form auftretenden Ganglia mamillaria direkt dem »Riechapparat« zuzurechnen. Dies hieße zu weit gehen, denn sowohl die Habenularganglien als auch die Ganglia mamillaria stehen zu mindest noch mit eben so vielen wichtigen Gebieten in gleichem Zusammenhang wie mit dem Lobus olfactorius.

Bekanntlich unterscheidet sich das Gehirn der Chelonier dadurch von jenem der Saurier und Ophidier, dass der Bulbus olfactorius als ein ovoides Gebilde direkt dem Stirnpol des Großhirns ansitzt und nicht durch einen langen Stiel, wie dies am ausgesprochensten bei Iguana der Fall ist, mit ihm verbunden wird. Die Definition, was man unter einem Bulbus und einem Lobus olfactorius zu verstehen hat, darin schließe ich mich Edinger an, wurde nie genauer angegeben und vielfach rühren diese Bezeichnungen von dem rein äußerlichen Verhalten her. Man sagt z. B. viele Selachier und Teleostier besäßen einen Bulbus, der durch einen mehr oder weniger langen Stiel mit dem Lobus olfactorius, welcher mit dem Vorhirn verwachsen ist, zusammenhängt. Dieser Stiel heißt der Tractus olfactorius. Es können aber manchmal sonst centrale Theile jenem peripheren Bulbus angelagert sein und dann wäre jener »Tractus« etwas Anderes, als wenn diese centralen Theile dem Hirn anliegen würden. Es unterscheidet darum Edinger, wenn ich ihn recht verstanden habe, folgendermaßen: Liegt seine Formatio bulbaris, bestehend aus der Glomeruli peripherwärts, und wird dieser Abschnitt durch lange Fortsätze der Ganglienzellen, die mit den aufgesplitterten Fortsätzen der Fila olfactoria die Körbchen bilden und zu einem Stiel sich ver-

einigen, verbunden, dann kann man von einem echten, abgegrenzten Bulbus olfactorius sprechen. Der Stiel ist dann ein Tractus olfactorius und die centrale Ausbuchtung des Stirnpols am Vorderhirn des Lobus olfactorius. Wird aber dieser Lobus mit in den Stiel eingezogen, dann handelt es sich nicht mehr um einen Tractus olfactorius, sondern jener Stiel ist ein lang ausgezogener Bulbus. Letzteres ist der Fall bei den Sauriern und Ophidiern, während ersterer bei den Selachiern zu finden wäre.

Wie gesagt liegt die Formatio bulbaris bei Emys dem Lobus olfactorius fest an und beide bilden zusammen einen ovalen Vorsprung am Stirnpol des Vorderhirns, aus dem dann die Fila olfactoria als lange Stränge sich peripherwärts begeben, um außerhalb des Schädels zum Riechepithel zu gelangen. Da aber bulböse und loböse Theile bei Emys äußerlich zu einem untrennbar einheitlichen Gebilde sich koncentriren, so ist es unbedingt nöthig, für dieses zusammengesetzte Gebilde einen Namen zu wählen. Es wäre dann vielleicht von einem primären und einem sekundären Bulbus zu sprechen und die letztere Bezeichnung für ein derartiges Gebilde zu gebrauchen, wie es Emys besitzt. Spreche ich also bei Emys von einem Bulbus olfactorius, so möchte ich es in diesem Sinne verstanden wissen.

Dieser Bulbus olfactorius ist hohl, indem die Gehirnhöhle sich in Form eines engen blinden Kanals in denselben fortsetzt (Fig. 5 *b.of*). Es treten die Fila olfactoria, in mehrere Bündel gruppirt, die wieder zu einem gemeinsamen Strange zusammengehalten werden, an den Bulbus heran (Figg. 4—8) und umgeben auf diese Weise so ziemlich die ganze Oberfläche desselben. Sie lösen sich dann in bekannter Weise in eigenartig gebildete Büschel auf, die mit gleichgeformten Büscheln von Fortsätzen einer Ganglienzellschicht sich zu den sogenannten Glomeruli vereinigen. Die Schicht der Glomeruli (Fig. 6 *sg*) ist an verschiedenen Stellen verschieden dick und am dicksten an der laterodorsalen Seite des Bulbus, wo auf diese Weise eine polsterartige Erhöhung[1] (Figg. 3—5 *b.of'*) sich bildet. Auf die Glomerulusschicht folgt eine molekulare Lage (*sgr*), die wesentlich aus den Fortsätzen der subglomerularen Ganglienzelllage oder den Mitralzellen besteht. Letztere (*sgr'*) ist ein- bis mehrschichtig und stellenweise sogar unterbrochen (Figg. 3, 38); auch berührt sie manchmal die loböse Rindenschicht (Fig. 4 *sgr''*). Sie wird aber von letzterer im Allgemeinen durch eine molekulare Schicht getrennt (Fig. 5 *ms*), die sich

[1] Ist wohl das Homologon des GUDDEN'schen Nebenbulbus der Säugethiere.

eben so kontinuirlich in die der Hirnrinde fortsetzte, wie die loböse Zellschicht in jenes vom Pallium.

Ventralwärts setzt sich die loböse Zellschicht in die Zelllage der Area olfactoria (Fig. 3—5 *ar.olf*) fort. Medianwärts verdickt sich die Zelllage der Area olfactoria zu einem mehr oder weniger runden Ganglion (Fig. 6 *g.a.o*), das ich das Ganglion areae olfactoriae nennen möchte. Die Stelle, wo dieses Ganglion liegt, wird ventralwärts in Folge der Mächtigkeit dieser Zellanhäufung vorgewölbt und ist darum auch äußerlich kenntlich. Es liegt frontal und medianwärts vom rostralen Ende des Epistriatums (*st'''*), doch mit diesem nicht zu verwechseln. Wo es am dicksten ist, sind seine Zellen untrennbar von der Rindenschicht der Area, doch etwas weiter medianwärts (Fig. 7) lagert zwischen beiden eine feine molekulare Lage. Es kann sich somit dieses Ganglion, da es mit der Zellschicht der Area an einer Stelle noch verwachsen ist, nur aus dieser herausdifferenzirt haben. Caudalwärts verstreicht die Zelllage der Area olfactoria allmählich, ohne die präoptikale Gegend des basalen Vorderhirns erreicht zu haben.

Weder Edinger noch einer seiner Vorgänger erwähnt unser Ganglion areae olfactoriae. Auch ist das Bild, welches uns Edinger (4, pag. 349) von der Area olfactoria entwirft, ein etwas verschiedenes von dem bei Emys; sei es, dass dieser Autor hauptsächlich Ophidier untersuchte (seine Abbildungen stammen von Phyton), sei es, dass er das Hauptgewicht bei der Untersuchung auf Querschnitte legte (seine diesbezüglichen Abbildungen, l. c., Taf. I, sind nach solchen Schnitten gezeichnet). Auch glaube ich, ist das Gebiet, welches Edinger für die Area olfactoria in Anspruch nimmt, caudalwärts umfangreicher, denn unter diesem Hirngebiet versteht er den ganzen basalen Theil des Vorderhirns, der »vorn unmerklich in den Lobus olfactorius übergeht und hinten sich zu dem Tuber taeniae verdickt«. Außerdem soll sich nach ihm die Area aus drei bis vier kleinen Zellgruppen zusammensetzen, die von einem Netzwerk markhaltiger und markloser Nervenfasern durchzogen werden. Im caudalen Theil der Area sollen ferner noch zwei Nuclei vorhanden sein, von denen einer der Nucleus occipitobasalis Herrick's ist.

Calleja (3) gebührt das Verdienst, den Zusammenhang der Area olfactoria mit caudalen Bahnen des Riechgebietes bei Urodelen (Pleurodeles) aufgedeckt zu haben.

Unter Riechstrahlung im weiteren Sinne oder Radiatio olfactoria versteht Edinger die gesammten aus dem Bulbus olfactorius stammen-

den Fasern. Sie stammen aus den Mitralzellen des Bulbus und enden entweder in der Lobusrinde, also in jener Zellenschicht, welche als direkte Fortsetzung der Hirnrindenschicht zu betrachten ist (Tractus bulbo-corticalis), oder in der Area olfactoria. Die laterale Riechnervenwurzel früherer Autoren würde aber nur zum Theil aus der obigen Quelle stammen und in der Area olfactoria enden, ein weiterer Zuzug dazu »stammt höchst wahrscheinlich aus dem Lobusmarke«. Das so entstandene Bündel »wendet sich nun rückwärts und an die laterale Seite des Gehirns, um da aufsteigend allmählich in das Epistriatum einzustrahlen«. Dieses Bündel enthält auch noch »Bulbusfasern«, doch wäre es möglich, dass diese Fasern nicht bis in das Epistriatum gelangen, und führt nach Edinger den Namen Tractus cortico-epistriaticus. Es würde sich also die »Riechstrahlung« »zusammensetzen aus dem Tractus bulbo-corticales, so weit sie nicht schon in den frontaleren Rindengebieten eingetaucht sind, und aus den Tractus cortico-epistriatici, die dem Marke des Lobus olfactorius und der Area parolfactoria entstammen«.

Was nun die Riechfaserung betrifft, so ist es bekannt, dass die Fila olfactoria sich einerseits mit den Elementen des Riechepithels direkt in Verbindung setzen und andererseits mit ihren caudalen Verästelungen mit ähnlichen Verästelungen der Mitralzellen in Kontinuität treten. Die Bahnen, mögen sie mit den Mitralzellen oder der lobalen Zellschicht in Konnex stehen, treten, dieser Zellschicht auflagernd, nach allen Richtungen caudalwärts in das Vorderhirn, um dort mit anderen Centren Verbindungen einzugehen. Ursprünglich werden diese Faserungen die lobale Zelllage überall gleichmäßig überdeckt haben, mit der Sonderung jener Centren aber, zu denen diese Fasern caudalwärts ziehen, ist es darin zu einer Sonderung in Bündel gelangt. Dieses Stadium ist bei den Reptilien bereits erreicht und es lassen sich die Riechfaserungen in gewisse Gruppen scheiden. Wir können sie bei Emys eintheilen in dorsale und mediale einerseits und in ventrale andererseits.

Ein rein dorsales Bündel, unser Funiculus olfactorio-corticalis superior (Fig. 3 *f.oc.s*), zieht aus dem Bulbus in die Area parolfactoria (*ar.par*) aufwärts, erreicht den Sulcus coronalis (*s.cr*) und endet da in der Ganglienschicht der Rinde, und zwar ventralwärts von dem Gyrus, der durch die Ausbildung des Sulcus coronalis innerlich zu Stande kommt und den wir den primären Gyrus coronalis nennen wollen (Figg. 3, 4; 12—14 *f.cr*). Ob der Sulcus coronalis auch bei allen Reptilien in jener deutlichen Weise sich

vorfindet, wie bei Emys, ist mir unbekannt. Hier ist er sehr schön ausgebildet und wurde auch von Ad. Meyer abgebildet (l. c., Fig. 21 *b*) und erwähnt (pag. 74). Meyer meint aber, dass die Oberfläche des Palliums bei anderen Cheloniern glatt sei. Der Sulcus coronalis befindet sich dorsal vom Bulbus (Fig. 1 *s.cr*) und zieht, nach frontalwärts einen konvexen Bogen bildend, caudalwärts, um bald darauf zu verstreichen. Er reicht bis zur Querebene, in der sich das Kommissurensystem des Vorderhirns befindet (Fig. 14), und begrenzt frontalwärts die Area parolfactoria dem übrigen Pallium gegenüber. Obgleich der Sulcus nicht tief ist, so bedingt er doch, wie oben erwähnt, eine Einstülpung an der Ganglienzelllage des Palliums, die aber auch so weit caudalwärts reicht wie der Sulcus (Figg. 12—14).

In ähnlicher Weise wie der Tractus olfactorio-corticalis sup., aber in medianer Lage, zieht der Tractus olfactorius septi (Fig. 6 *tos*) aus dem Bulbus unter der Ganglienschicht der medianwärts kurzen Area parolfactoria dorso-medianwärts, um dann (Fig. 8 *tos*) in das Septum des Palliums zu gelangen.

Es gehörten offenbar die beiden Bündelsysteme, der Tractus olfactorius septi und der Funiculus olfactorio-corticalis superior, ein und demselben System an, welches den Bulbus mit dem primären Pallium in Verbindung bringt. Für ihre Zusammengehörigkeit sprechen die Verhältnisse bei den Säugethieren, wie dies im III. Theile dargelegt werden soll.

Das ventralwärtige Fasersystem aus dem Bulbus verbindet diesen mit Gebieten des Stammhirns. In diesem anscheinend einheitlichen System, das von den bisherigen Autoren auch als solches aufgefasst wurde, lassen sich aber zwei Abschnitte von einander trennen, ein lateraler von einem medialen. Der mediale Abschnitt enthält zwar Fasern aus dem Bulbus, doch stammen die meisten seiner Fasern aus der frontalen Zelllage der Area olfactoria und besonders aus dem Ganglion areae olfactoriae. Ich möchte ihn den Tractus bulbaris infero posterior nennen, und zwar darum, weil er (Fig. 6 *t.bip*) in ganz peripherer Lage caudalwärts ziehend, in dem Vereinigungsgebiet des Zwischenhirns endet. Bis zum Ganglion mamillare ließ er sich nie verfolgen.

Der laterale Zug möge Tractus bulbo-striatus genannt werden. Er bildet einen Theil des Tractus cortico-epistriaticus Edinger's, der ja auch aus der Lobusrinde stammt und Bulbusfasern in sich führt, doch würde Edinger's Tractus auch noch unseren Tractus bulbaris infero-posterior in sich vereinigen, obwohl eine Endigung

im Vereinigungsgebiete nicht angegeben wird. Unser Tractus zieht (Figg. 3—5 *tbs*), lateralwärts vom Tractus bulbaris infero-posterior gelegen und diesem fest angelagert, und unter dem Bündelsystem des Striatums ganz peripher gelegen, caudalwärts. In der proximalen Gegend der Vorderhirnkommissuren an der Stelle angelangt, wo das basale Vorderhirnbündel und der Fasciculus thalamo-prosencephalicus liegen, umgreift er das gemeinsame Bündel dieser beiden Bahnen von ventralwärts und wendet sich, diese so von unten kreuzend, medio-dorsal. Ein Theil von ihm (Fig. 4 *tbs'*) verästelt sich dann sofort im Epistriatum und der andere Theil geräth in den hinteren Abschnitt der Commissura anterior (Fig. 5 *c.a*). Bevor das Bündel aber nach dorsalwärts gelangt, trennt sich von ihm ein Theil ab (Fig. 5 *tbs'*) und verästelt sich, das basale Vorderhirnbündel durchkreuzend, gleichfalls im Epistriatum. Der nun übrig gebliebene größere Theil (*tbs''*) geräth in den unteren Abschnitt der vorderen Kommissur, bevor jedoch die Kommissur erreicht ist, tritt abermals ein Bündelchen ab, das in jenen Theil des Septum geräth, welcher ventral von der Fissura arcuata gelegen ist und wohl am besten als primärer Gyrus fornicis bezeichnet werden kann (Fig. 13 *g.for*). Jener Theil des Bündels, der in den hinteren Theil der Commissura anterior geräth (Fig. 14 *c.a*), kreuzt sich vollständig und die Fasern wenden sich auf der entgegengesetzten Hirnhälfte frontalwärts um, biegen in die Bahn des anderseitigen Tractus bulbo-striatus ein und erreichen auf diese Weise den Bulbus der anderen Seite. Diese Fasern verbinden somit die beiden Bulbi unter einander.

Der Tractus bulbo-striatus giebt aber in der Gegend der Kommissuren des Vorderhirns noch ein Bündel ab, welches medianwärts zum Septum geräth (Fig. 13 *tbss*) und hier in der Schlussplatte (*t*) zu endigen scheint. Es gehört dieses Bündel auf keinen Fall dem Tractus cortico-olfactorius septi an, wenngleich es seinem Wesen nach den Fasern jenes Systems gleichzustellen sein wird. Ich nenne es einfach Tractus septalis.

Es erhält aber auch das Septum noch ein Fasersystem rein aus der medialen Area olfactoria. Dieses Bündel (Fig. 8 *rs*) zieht dann, vielleicht vermengt mit Fasern aus dem Funiculus olfactorio-corticalis septi, oberhalb der Fissura arcuata weit caudalwärts und gelangt theilweise auch in den caudalen Abschnitt der Palliumrinde (Fig. 42 *rs'*) und verästelt sich in der Marklage dortselbst. Ich nenne diesen Strang, der die Area olfactoria mit der ammonalen Rinde des Palliums

verbindet, Tractus areo-septalis. Er ist identisch mit jenem Tractus, den Edinger einmal Tractus olfactorius septi (11, pag. 350) und ein anderes Mal Tractus cortico-olfactorius septi nennt (l. c., pag. 379). Die letzte Bezeichnung habe ich für ein Fasersystem verwendet, das Edinger nicht bekannt war, das aber die lobale Rinde mit der Hirnrinde selbst in Zusammenhang bringt und darum allein Anspruch auf diese Bezeichnung hat. Für unseren Tractus areo-septalis ist aber die Bezeichnung Olfactorius septi darum unzulässig, weil dadurch leicht die Meinung aufkommen könnte, er verbinde direkt olfactoriale Theile mit dem Septum, wobei ja doch die Area olfactoria nur als ein Kern zu gelten hat, der sekundär dem Olfactoriusgebiet angefügt wurde.

Der Tractus areo-septalis ist, wie Edinger richtig ausführt, homolog mit jenem Bündel, das im Septum pellucidum der Säugethiere aus der Gegend der Area olfactoria von unten nach oben biegend in das Balkensystem geräth und unter dem Namen Fornixstrahlung in das Septum pellucidum oder Stiel des Septum bekannt ist und von Zuckerkandl als Riechbündel des Ammonshornes beschrieben wurde.

Indem wir hier mit den Verbindungen des Bulbus beziehungsweise der lobalen Theile mit dem übrigen Hirne abschließen, wollen wir das Verhalten des basalen Vorderhirnbündels und des Fasciculus thalamo-prosencephalicus im Großhirn betrachten.

Wie Ad. Meyer schon berichtet, sammelt sich bei Sauriern und Ophidiern das basale Vorderhirnbündel aus dem Gebiet des lateralen und des mittleren Stammganglions, wie er das Striatum und Mesostriatum Edinger's nennt, und wie er hinzufügt, erhält das Bündel aus dem medialen Ganglion (wie ich vermuthe, aus dem Epistriatum) und der lateralen Mantelzone keinen Zuzug. Auch nach Edinger sollen die markhaltigen Fasern seiner Radiatio strio-thalamica aus multipolaren Zellen des Striatums entspringen, und er hatte manchmal auch den Eindruck davon erhalten, dass diese Fasern reichlich verästelnde Kollateralen abgeben. Es giebt aber nach Edinger in dem basalen Vorderhirnbündel auch solche Fasern, die nicht im Striatum entspringen, sondern dort enden.

Während das Striatum bei Sauriern und Ophidiern eine einzige Masse darstellt, von der die obere Hälfte Epistriatum, die ventrale Striatum s. st. heißt, schiebt sich zwischen diese beiden Abschnitte bei Cheloniern noch ein Mittelstück ein, das Mesostriatum. Diese Eintheilung Edinger's ist jener Ad. Meyer's entschieden

vorzuziehen, der im Striatum ein mittleres, ein vorderes und ein hinteres mediales Ganglion unterscheidet. Sowohl Meyer als auch Edinger stimmen darin überein, »dass keineswegs Alles, was an der Hirnbasis innerhalb des Mantels liegt, ohne Weiteres als dem Stammganglion der Säuger, dem Striatum, homolog aufzufassen ist«. Eine weitere Vergleichung wird aber von beiden Autoren zur Zeit unterlassen.

Bei Emys gelangt im frontalen Theil der Hemisphären, also vor dem Kommissurensystem das Mesostriatum nicht zur Ausbildung, sondern das Epistriatum (Fig. 12 *st*) liegt dem Striatum (*st''*) direkt auf. In der Gegend des Kommissurensystems ist aber das Mesostriatum als Bindeglied zwischen dem Epistriatum und Striatum vorhanden (Figg. 13, 14 *st'*). Weiter caudalwärts in dem »Occipitallappen« des Großhirns fehlen dann Striatum und Mesostriatum und nur das caudale Ende des Epistriatums (Fig. 16 *st*) ist es, welches das Hirnventrikel beinahe ganz ausfüllt. Das Epistriatum ist somit ein der dorsolateralen Wand des Palliums angewachsener Wulst (Figg. 12—14), der gleich hinter dem frontalen Ende des Gyrus coronalis beginnend, sich, entsprechend der äußeren Wölbung der Hirnoberfläche, dorsalwärts bogenförmig gerundet in den »Occipitallappen« fortsetzt und caudalwärts mit diesem endet (Fig. 2—4 *st*). Ventralwärts ist er durch einen tiefen Spalt dem Striatum bezw. dem Mesostriatum gegenüber abgegrenzt (Figg. 1—4; 12—14). Diese Abgrenzung des Striatums bezw. dessen und des Mesostriatums dem Epistriatum gegenüber ist auch äußerlich gegeben, nämlich durch die Fovea limbica (Fig. 1 *fol*). Diese Furche, welche sowohl durch Ad. Meyer wie durch Edinger u. A. ausführlicher beschrieben wurde, beginnt frontalwärts als ganz flache Einwölbung (Fig. 12), gelangt dann in der Gegend des Kommissurensystems dadurch zur besseren Geltung, dass über ihr die Hirnwand, welcher das Epistriatum angewachsen ist, sich vorwölbt (Figg. 13, 14). Am »Occipitallappen« zieht die Fovea limbica Anfangs noch in lateraler Lage weiter, hier die Grenze zwischen dorsaler Rinde und dem caudalen Theil des Epistriatums markirend (Fig. 16 *fol*), biegt aber dann medianwärts und verstreicht ventralwärts allmählich. Dadurch wird der »Occipitallappen« der übrigen Hemisphäre gegenüber abgegrenzt und die Fovea bezeichnet an der Stelle ihrer Einbiegung ventromedianwärts genau die Grenze, bis wohin noch Fasern des basalen Vorderhirnbündels und des Fasciculus thalamo-prosencephalicus caudalwärts reichen (Fig. 38).

Bei vielen Vertretern der Reptilien wurden durch die verschiedenen

Autoren lokale Differenzirungen der verschiedensten Art in der Großhirnrinde beschrieben. Wir wollen dieselben hier unberührt lassen und bloß darauf hinweisen, dass bei Emys auch darin ein primärerer Zustand anderen Reptilien gegenüber sich äußert, dass diese Differenzirungen im Allgemeinen wenigstens noch nicht zur Geltung gelangen. Die Ganglienzellschicht des Großhirnmantels zieht von dem Gyrus fornicatus (der mediale Theil der Area parolfactoria nach EDINGER), in dem die Ganglienzellen zerstreut liegen (Figg. 12—14 *gfr*), an stets in ventraler Lagerung, so jedoch, dass zwischen ihr und dem Ependym eine dünne Markschicht frei bleibt, bis zum Sulcus coronalis. Hier wölbt sie sich als Gyrus coronalis unter dem Sulcus ein und erlangt lateralwärts wieder ihre frühere Lage. In der caudalen Gegend des Kommissurensystems (Fig. 14) gelangt unter der Fovea limbica ein lamellenförmiger Fortsatz (β) in die Anwachsungsstelle des Epistriatums, doch verstreicht dieser weiter caudalwärts und die Zellschicht setzt sich kontinuirlich in das Striatum fort oder frontalwärts in die Area olfactoria. Es ist also klar, dass beide Furchen der Hirnoberfläche von Emys, sowohl der Sulcus coronalis als auch die Fovea limbica, eine Einstülpung vorstellen, mit der naturgemäß auch eine Einstülpung der Zellschicht erfolgte. Der Sulcus coronalis dürfte eine spätere Bildung darstellen als die Fovea limbica. Die Zellschicht des Gyrus coronalis ist der Zelllage des Epistriatums gegenüber derartig abgegrenzt, dass an einen Zusammenhang beider kaum gedacht werden könnte. Anders verhält es sich mit dem blattförmigen Fortsatze aus der Zellrinde unterhalb der Fovea limbica, denn dieser Fortsatz löst sich in die Ganglienzelllage des Epistriatums geradezu auf. Sowohl dieses Verhalten als auch die gleiche Längsrichtung der Fovea mit dem Striatum lässt vermuthen, dass die Fovea limbica jene Stelle angiebt, von der aus das Epistriatum einstens aus der lateralen Palliumrinde sich einstülpte und später solid wurde. Schon ein Querschnitt über das Vorderhirn eines älteren Squaliden mit deutlichen Hirnventrikeln oder selbst jenes eines Amphibiums lässt vermuthen, dass das Epistriatum der Reptilien nicht aus dem ursprünglichen Stammhirn, sondern, wie es auch EDINGER für wahrscheinlich hält (4, pag. 358), aus dem lateralen Pallium sich entwickeln musste. Eine Verschmelzung mit dem Striatum wäre dann ein sekundärer Vorgang gewesen, der sich bei vielen Reptilien und selbstverständlich auch bei den Säugethieren längst vollzogen hat. Die Ontogenie von Emys müsste hierüber sicheren Aufschluss ertheilen. Weist denn noch die Ontogenie der

Säugethiere darauf hin, dass neben der Anlage des Striatums sich lateralwärts noch eine andere wulstartige Bildung befindet, die nach einer Abbildung Mihalkovics's (15, Fig. 59) von einem 2 cm langen Kaninchenembryo aus dem lateralen Pallium sich eingestülpt zu haben scheint. Gleicher Ansicht ist dann auch Ziehen bezüglich der Einbuchtung des Epistriatums und vergleicht dasselbe (23, pag. 181) mit einer Vorbuchtung, bedingt durch die »Fossa rhinalis lateralis« bei den aplacentalen Säugethieren.

Nach der Beschreibung jener Gebiete, die im Vorderhirn dem basalen Vorderhirnbündel und dem Fasciculus thalamo-prosencephalicus zum Ursprung bezw. zur Endigung dienen, möge auf das Verhalten dieser Bahnen im Großhirn von Emys eingegangen werden. Es wurde bereits erwähnt, dass diese beiden Längsbahnen aus dem Großhirn in das Zwischenhirn noch in der mittleren Zwischenhirngegend ein gemeinsames Bündel bilden, in dem aber der Fasciculus thalamo-prosencephalicus stets dorsal vom basalen Vorderhirnbündel liegt. Auch noch in der caudalen Kommissurengegend im Großhirn sind diese beiden Bündel von einander zu unterscheiden, da der dorsal und nun lateral von dem basalen Vorderhirnbündel gelegene Fasciculus (Fig. 14 *f.thp*) stets breitere markhaltige Fasern führt als das Vorderhirnbündel (*vhbd*).

Nachdem aber die beiden Bündel von unten gelegen den hinteren Abschnitt der Commissura posterior gekreuzt (Fig. 38), vermengen sich ihre Fasern derart mit einander, dass ein Unterscheiden von nun an rein unmöglich wird. Es gehen die Fasern des gemeinsamen Bündels von dieser Stelle an auch pinselförmig aus einander und gerathen so bis an den lateralen Theil, ja bis zu dem lateralen Rand des Striatums (Fig. 38 *st''*), und wenden sich dann hier dorsalwärts. Auch sagittale Längsschnitte zeigen dieses Verhalten recht deutlich (Figg. 2—5 *f.thp* + *bvhb*). Da aber die Fasern beider Bündel während ihres ganzen Verlaufes im Großhirn markhaltig bleiben, so gewähren laterale Sagittalschnitte Weigert'scher Präparate auch ein durchaus anschauliches Bild von dem Verhalten der Fasern. Man kann dann erkennen (Fig. 2), dass lateralwärts die Fasern der beiden Bündel das ganze Striatum und Mesostriatum (*st''*) in frontodorsaler Richtung durchsetzen, zum größten Theil aber auch hier verbleiben. An der Grenze zwischen Mesostriatum und Striatum entsteht eine dieser Grenze entsprechende bogenförmige Geflechtszone (*r*) aus den durch einander liegenden Fasern. Aus dieser ziemlich dichten Grenzzone, die sich auch auf Querschnitten recht deutlich

zu erkennen giebt (Figg. 13, 14 *r*), gerathen zwar immerhin Fasern in das Epistriatum, doch sind diese nicht zahlreich und nur an einer ganz bestimmten Stelle in ansehnlicherer Zahl vorhanden. Es ist dies an dem frontalen Ende des Epistriatums der Fall (Figg. 2—4); hier ziehen recht zahlreiche Fasern bis zur Grenze der Zellschicht in das Epistriatum (Fig. 12) bis zur Stelle nämlich, wo nach innen die innersten Ganglienzellen an die feine subependymale Fasermasse (Markmasse) stoßen. Es gelangen allerdings auch aus mehr caudalwärtigen Gegenden Fasern aus dem Epistriatum ventralwärts in das Mesostriatum, wie ich dies nach Golgi'schen Präparaten auf Fig. 14 mit Roth eingezeichnet habe, diese Faserungen sind aber verhältnismäßig spärlich und was die Hauptsache ist, auch marklos, warum ich es unentschieden lasse, ob sie in das gemeinsame Vorderhirnbündel gelangen.

Das Striatum und Epistriatum sind aber nicht die einzigen Ursprungs- bezw. Endigungsplätze für die Fasern des basalen Vorderhirnbündels und des Fasciculus thalamo-prosencephalicus. Es zieht nämlich aus der Markrinde des Cortex, an der Grenze zwischen dem Pallium und der Area parolfactoria, den Sulcus coronalis und die Ganglienzellschicht des Gyrus coronalis durchsetzend, ein ansehnliches markhaltiges Bündel ventralwärts (Figg. 2—4 *fsc.a*) und versenkt sich zwischen die Fasern jener Bündel im Striatum. Dieses bisher unberücksichtigt gebliebene Ursprungs- bezw. Endigungsbündel, — wenn es nicht identisch mit Edinger's Tractus fronto-thalamicus bei Varanus und Python sein sollte — das wir den Fasciculus corticalis anterior nennen, würde somit eine direkte Verbindung des Palliums mit dem Vereinigungsgebiet und dem Thalamus des Zwischenhirns sein. Nach Herrick (11) gelangen aus dem Mantel, das Kommissurensystem durchsetzend, Fasern auf die andere Seite und legen sich medial dem basalen Vorderhirnbündel an. Sie sollen die Vorstufe eines Fornix bilden. Dass solche Fasern in der Fornixkommissur vorkommen, ist gewiss, ob sie aber möglicherweise mit unserem Fasciculus corticalis anterior in irgend einer Beziehung stehen, in so fern wenigstens ein Theil dieses Fasciculus, was sehr wahrscheinlich ist, gekreuzte Fasern wären, dies müsste noch festgestellt werden.

Nach Untersuchungen an Embryonen von Emys, vermittels der Golgi'schen Methode, kann ich Edinger's Angabe, wonach die Fasern des basalen Vorderhirnbündels und, wie ich hinzusetzen möchte, des Fasciculus thalamo-prosencephalicus nur zum Theil in den Striata

aus Ganglienzellen entstehen, zum Theil aber auch dort sich im centralen Nervennetz auflösend enden, bestätigen. Auch habe ich gleich unserem Gewährsmann gesehen, dass die Ursprungsfasern während ihres Verlaufes in dem Striatum zahlreiche Collateraläste abgaben, die sich vielfach verästelten. Ein Vergleich der Verbindungen des Vorderhirns mit caudalen Gebieten des Scylliums mit jenen von Emys ergiebt Folgendes: Das primäre basale Vorderhirnbündel der Squaliden ist ein einheitliches Bündelsystem (vgl. I. Theil), und verbindet das Gebiet des Stammhirns mit Gebieten des Zwischenhirns. Es lassen sich hier an ihm zwei von einander noch nicht getrennte Abschnitte unterscheiden, ein dorsaler und ein ventraler. Der dorsale endigt nach Edinger »im großen Thalamusganglion«, welches Ganglion mit unserem Nucleus anterior thalami wohl homolog sein dürfte. Nach neueren Untersuchungen, vorgenommen mittels der Golgi'schen Methode an großen Acanthias-Embryonen, kann ich diesen Befund bestätigen. Die Fasern endigen dort, indem sie sich in ein zierliches Netz um die Zellen herum auflösen. Der ventrale Theil des Bündels löst sich im Vereinigungsgebiete und dem ventralen Zwischenhirnkern völlig auf. Mit fortschreitender Differenzirung im Zwischenhirn lösen sich bei den Reptilien diese beiden Portionen des primären basalen Vorderhirnbündels von einander und während der dorsale Abschnitt zum Fasciculus thalamo-prosencephalicus sich gestaltet, verbleibt der untere in kompakterer Gruppirung als sekundäres basales Vorderhirnbündel in seiner früheren Lage, hauptsächlich basale Theile des Vorderhirns mit dem Vereinigungsgebiet in Verbindung erhaltend. Eine Kreuzung einer Infundibularkommissur zum Zweck der Verbindung mit dem anderseitigen Vereinigungsgebiet bei Reptilien ist zur Zeit bei Selachiern noch nicht ermittelt worden, doch konnte dafür bei Salmo festgestellt werden, dass gekreuzte Fasern, die allerdings in der Commissura postoptica ihre Kreuzung eingehen, aus dem Vorderhirn in das Vereinigungsgebiet gelangen, und dass vice versa auch solche Fasern aus Ganglienzellen aus dem Vereinigungsgebiet im Vorderhirn enden (vgl. I. Theil Fig. 57).

Unter der Bezeichnung Mantelbündel beschrieb bei Selachiern Edinger ein Bündelsystem aus der »dorsalen Mantelregion« des Vorderhirns, welches am hinteren Rande des Vorderhirns zur Basis hinabziehend mit einem Theil in unserer Commissura postoptica kreuzt, mit dem anderen aber »nach der Oblongata hinab« verläuft. Nach späteren Beobachtungen berichtet Edinger, dass die gekreuzten Fasern, sich dorsalwärts wendend, bis zur Grenze zwischen Zwischen-

und Mittelhirn gelangen, von dort aber weiter caudalwärts ziehen und es schien ihm, dass sie in das »Mittelhirn« gelangen, doch konnte dies nicht festgestellt werden. Im ersten Theil dieser Studien habe ich dann Edinger's Angaben dahin erweitert bezw. richtig gestellt (pag. 578—579), dass bei Mustelus das Mantelbündel aus dem Vorderhirn in einer ungekreuzten und in einer, in der Commissura postoptica sich kreuzenden Portion in die Lobi inferiores geräth und dort endet. Von einem Zusammenhange mit dorsalen Theilen des Zwischenhirns wurde nichts festgestellt. Wenn wir nun nach diesem Mantelbündel bei Emys suchen, so ist der Vergleich nur mit unserem Fasciculus thalamo-epistriaticus möglich. Sein in der Commissura postoptica sich kreuzender Theil würde dem gekreuzten Abschnitt des Selachier-Mantelbündels gleichzustellen sein. Etwas schwieriger ist der Vergleich mit dem ungekreuzten Theil des Funiculus thalamo-epistriaticus mit jenem des Selachier-Mantelbündels, denn abgesehen davon, dass jenes im Nucleus corticalis thalami endet oder beginnt, während der ungekreuzte Theil des Selachier-Mantelbündels in den Lobus inferior gelangt, ist auch die Lage eine verschiedene, in so fern letztere einen lateralen Verlauf nimmt. Es wäre also bei zukünftigen Untersuchungen darauf zu achten, ob bei Selachiern nicht auch ein Theil des Mantelbündels im Thalamusgebiet endigt. Weniger verlegen wäre ich wegen jenem ungekreuzten Theil des Selachier-Mantelbündels, der im Lobus inferior aufhört und bei Reptilien im Vereinigungsgebiet derselben Seitenhälfte zu enden hätte, denn es ließe sich sehr leicht denken, dass diese Fasern bei Emys mit den Fasern des sekundären basalen Vorderhirnbündels in das bezeichnete Gebiet gelangen.

Es würde uns vom Großhirn noch die Besprechung des Kommissurensystems übrig bleiben. Es ist eine bekannte und oft erörterte Thatsache, dass die Commissura anterior der Fische, entsprechend den pallialen Verhältnissen bei den Reptilien, bei diesen eine höhere Stufe der fortschreitenden Differenzirung erreicht und eine Zweigliederung wurde vielfach angegeben. Es ist jedoch hier nicht der Ort, auf die verschiedenen Ansichten und Angaben über das Kommissurensystem des Großhirns der Reptilien einzugehen, denn es würde dies nur zu einer Erschwerung des Verständnisses führen und von dem gesteckten Ziele ablenken. Außerdem hat Edinger (4) dies in geschichtlicher Reihenfolge zusammengestellt. Darum will ich nur die letzten Ergebnisse über dieses Kommissurensystem hier wiedergeben. Es sind dies die Resultate der Untersuchungen

P. Ramon y Cajal's (17) und Edinger's, die, wie Edinger bereits darauf hinwies, beinahe völlig gleichlautende sind.

Der ventrale Theil des Kommissurensystems wird als eigentliche Commissura anterior gedeutet, während die dorsale Kommissur als Commissura pallii bezeichnet wird. Erstere besteht aus drei Theilen, und zwar aus einem caudalwärts in der Kommissur gelegenen und mächtigen Ramus transversus corticalis, welcher »die Rinde im ventralen Gebiete der lateralen Rindenplatte« der beiden Seiten mit einander verbindet; dann aus einem frontal vom ersteren gelegenen und weniger kräftigen Ramus connectens corporis epistriati, der die beiden Epistriati mit einander in Verbindung setzt und schließlich aus dem Ramus connectens lobi olfactorii, durch den die Lobusrinde der einen Seitenhälfte mit der der anderen in Zusammenhang steht. An der Commissura pallii wird nach dem Vorgange Ad. Meyer's eine Commissura pallii anterior und eine Commissura pallii posterior unterschieden. Über die vordere Pallialkommissur scheint noch keine volle Klarheit zu bestehen, obgleich eine Abbildung Edinger's (4, Textfig. 10) ihr Verhalten klar genug zeigt. Nach dieser Abbildung würde die vordere Pallialkommissur die frontalen Rindentheile unter einander verbinden und zwar enden nach Edinger's Angabe die Fasern auf jeder Seite im »subzellulären Plexus«. Die hintere Pallialkommissur soll nach Edinger den Cheloniern und wahrscheinlich auch den Ophidiern fehlen, bei Sauriern aber deutlich vorhanden sein. Früher wurde sie als Commissura fornicis (Rabl-Rückhard und Edinger) bezeichnet und stammt, wie Edinger meldet, »mit einem Theile des Fornix aus den Zellen am medialen und am occipitalen Mantelgebiet«. Beide Commissura pallii stellt Osborn (16) mit dem Balken (Corpus callosum) der Säuger gleich, aber gegen eine solche Auffassung wird von Ad. Meyer und Eliot Smith geltend gemacht, dass, um ein Gebilde mit dem Balken der Säugethiere homolog zu stellen, nicht nur dessen Lage, sondern auch die Beziehungen zu berücksichtigen sind, in welche ein solches Querbündel zur Rinde sich stellt. Edinger führt dann weiter aus, dass, da jener Rindentheil an der medialen Seite des Reptilienmanteltheils nach seinem Dafürhalten nur Riechrinde sei, so müsse die Pallialkommissur »auch nur als solche zwischen zwei Ammonsgebieten angesehen werden, also als ein Psalterium« (l. c., pag. 372). Dies ist aber entschieden von Seiten Edinger's ein Trugschluss, denn die genannte mediane Hirnrinde der Reptilien kann unmöglich als eine Ammonsrinde betrachtet werden, sondern, wie weiter unten gezeigt

werden soll, nur der caudalste Theil. Ist die Prämisse aber falsch, so wird auch der Schluss unhaltbar.

Auch nach meinen eigenen Beobachtungen besteht das Kommissurensystem des Großhirns von Emys aus zwei fast hinter einander gelagerten Abschnitten, von denen der vordere an die dünne Schlussplatte angrenzt. Den vorderen nenne ich Commissura fornicata (Fig. 11 *c.fr*) und den hinteren die sekundäre Commissura anterior (*ca*). Die Bezeichnung sekundär wähle ich darum, weil beide dieser Kommissuren aus der primären und einheitlichen Commissura anterior der Fische sich herausdifferenzirten. Weiter lateralwärts (Fig. 8—10) liegen die beiden Kommissuren über einander und zwar liegt die Balkenkommissur dorsal von der sekundären Vorderkommissur. Was die sekundäre Commissura anterior betrifft, so besteht diese, wie P. Ramon y Cajal gefunden, aus drei Abschnitten. Der Ramus connectens corporis striati (Fig. 14 *ca*) liegt bei Emys dorsal in der Commissura anterior und würde dem R. c. c. epistriati P. Ramon y Cajal's und Endinger's entsprechen, da er jedoch nicht bloß die beiden Epistriata, sondern theilweise auch den Striata zur Verbindung unter einander dient, möchte ich ihn nicht ausschließlich den Epistriata zusprechen. Dort, wo im Striatum das Bündel dieses Ramus c. c. epistriati sich lateral von den Gyri fornicis auflockert, tritt nämlich ein dorsales Bündel (Figg. 13, 14 β) von ihm an die innere Vorwölbung des Striatum und splittert sich hier auf. Der übrige größere Theil durchsetzt dann das Striatum und zieht nach dorsalwärts. Die Fasern dieses Bündels sind hier sehr fein und zum Theil marklos, so dass eine volle Einsicht nur durch Golgi'sche und Osmiumpräparate erhalten werden kann. Jene Fasern, die ich in Fig. 14 nach Golgi'schen Präparaten mit Roth in das Epistriatum eingezeichnet habe und die sich ventralwärts in das Mesostriatum begeben, sind die Endfasern des Ramus c. c. striati. Zum Theil mit diesem Ramus vermengt, doch mehr ventralwärts von ihm gelegen, ist der Ramus transversus corticalis (Fig. 38 *ca'*). Nach meinen Beobachtungen verbindet aber diese Querfaserung nur jenen Theil des Palliums der beiden Seiten unter einander, der ausschließlich dem »Lobus occipitalis« angehört (*Gap*) und somit hinter der ventralwärts liegenden Fovea limbica (*fol*) gelegen ist. Mehr dorsalwärts (Fig. 37 *ca'*) gelangen aus diesem Bündel aber auch Fasern in das caudale Ende des Epistriatums (*st*). Ich lasse es dahin gestellt sein, ob diese Fasern diesem Ramus angehören oder sich noch vom R. c. c. striati beigemengt haben. Am wahrscheinlichsten ist es frei-

lich, dass letzterer vom ersteren sich bei Emys noch nicht völlig getrennt hat, und somit anderen Reptilien gegenüber noch ein gleichfalls primärer Zustand zu verzeichnen ist.

Wenn man horizontale Schnitte betrachtet, welche den Ramus transversus getroffen, so erkennt man deutlich, dass die frontalsten Fasern aus dem Bündel (Fig. 38 *α*) keine Kreuzungsfasern sind, sondern aus den lateralen Zelllagen des Gyrus fornicatus (*g.fr*) herrühren und diesen mit dem Pallium des »Occipitallappens« verbinden. Von diesen Fasern wird von den Autoren nichts berichtet.

Über den Ramus connectens lobi olfactorii habe ich dem bereits Bekannten nichts zuzufügen als was ich schon weiter oben mitgetheilt habe. Bemerken möchte ich bloß noch, dass auch ich jenes starke Bündelchen beobachtete, das Edinger (4, pag. 371) beschreibt und welches caudal von der Commissura anterior gelegen rückwärts in das Zwischenhirn zieht und das er provisorisch Tractus commissuro-habenularis nannte.

Die Commissura fornicata ist ein komplicirteres System als dies die bisherigen Befunde vermuthen lassen, sie gehört aber trotzdem, wie dies auch die letzten Autoren, die über dieselbe berichtet, annahmen, ausschließlich dem Pallium zu. Wenngleich eine Abgrenzung dieser Kommissur in eine vordere und hintere Hälfte bei Emys auch nicht erfolgt ist, wie bei manchen anderen Reptilien, so lässt sich doch feststellen, dass für eine solche Abgrenzung die Möglichkeit bei Emys schon darin gegeben ist, dass die vordere Hälfte der Kommissur Faserungen aus der vorderen Pallialhälfte und die hintere solche aus der caudalen Region bezieht. Das Verhalten in der vorderen Kommissurenhälfte lässt sich bei Emys wegen der größeren Streckung des Großhirns weniger gut übersehen wie an Querschnitten aus dem gedrungeneren Eidechsenhirne. Hier lässt sich an Golgi'schen Präparaten, wie ein solches auch Edinger (4, Textfig. 10) gut dargestellt hat, erkennen, dass aus den Ganglienzellen der corticalen Zelllage Fasern, nachdem sie sich in Bündel vereinigt durch die Kommissur hindurch auf die anderseitige Hemisphärenhälfte begeben und so den Stirnpol des Vorderhirns mit einander in Verbindung setzen. Dies Verhalten lässt sich an Abbildungen Ad. Meyer's (l. c., Fig. 11) gut erkennen. Es ziehen dann Bündel dieser Art auch in der medianen Wand des Gyrus fornicatus ventralwärts und erreichen auf diese Weise die Kommissur, wie dies Ad. Meyer auch richtig dargestellt hat (l. c., Fig. 8, 9). Die Kommissur hat bei Emys eine geringe bogenförmige Biegung frontalwärts

zu in der Schlussplatte (Fig. 36 *c.fr*), wesshalb sie, wie übrigens auch bei Lacerta, auf Querschnitten nicht im ganzen Zusammenhange darstellbar ist. Faserungen ziehen aus dem ganzen Stirnpole zu ihr und zwar stets aus der subzellulären Schicht des Cortex. Darum erkennt man auf Querschnitten auf jeder Seite je ein Längsbündel (Fig. 14 *c.fr*), aus welchen dann die Kommissur sich bildet. An der Stelle vor der Kommissur senkt sich dieses Bündel als Tractus corticalis anterior (Fig. 12, 13 *tc.a*) aus der Zellschicht des Cortex ventralwärts in den Gyrus fornicatus (*g.fr*), um dann, wie gesagt, zur Kommissur zu werden (Fig. 14). Es fasst dann dieses jederseitige Bündel das ganze System in sich, das die Stirnpole unter einander verbindet. An sagittalen Längsschnitten erkennt man, aber auch aus mehr dorsalen Theilen der Septalwand des Mantels, Bündel von Fasern an die Commissura fornicata (Fig. 7 *c.fr*) gelangen. Auf diese Weise erhält somit diese Kommissur aus der ganzen vorkommissuralen Gegend des Palliums Zuschuss.

Aber nicht alle Fasern, die auf diese Weise aus dem bezeichneten Palliumtheil zur Kommissur treten, werden zu echten Verbindungen zwischen den beiden Mantelhälften. Ein geringer Theil zieht, nachdem er sich in der Kommissur gekreuzt hat (Fig. 36), aber auch ungekreuzt in die beiderseitige Columna fornicis (Figg. 13, 14 *cf*). Es gesellt sich zur Columna dann noch ein Bündelchen ungekreuzter Fasern frontalwärts aus dem medialen Cortextheil bei (Fig. 13 *t.ca'*). Da die meisten Fasern für die Columna fornicis bei Emys marklos sind, so wurde das Mitgetheilte zumeist an Golgi'schen Präparaten ermittelt.

Die Commissura fornicata erhält aber einen bisher übersehenen Zuzug auch aus der ammonalen Rinde[1] des »Occipitallappens«. Es

---

[1] Auch Edinger ist, gleich wie vor ihm Spitzka (21), heute der Ansicht, dass nur das mediale Rindengebiet als Ammonrinde zu betrachten sei (5, pag. 324), von der aus ja ontogenetisch der Gyrus ammonis sich bei den Säugethieren einstülpt. Dies erfolgt von der dorso-medialen Rindenplatte aus, wo Edinger bei Varanus schon eine geringe Einstülpung am adulten Thiere beobachtet und »ganz wie im Ammonshorne der Säuger endet auch in der dorsomedialen Rindenplatte der Reptilien die Riechstrahlung« (l. c., pag. 383). Freilich soll die Riechrinde bei den Reptilien sich nach ihm nicht bloß auf dieses Gebiet beschränken, sondern »zweifellos ist der größte Theil der Reptilienrinde Riechrinde«. Auch Herrick (12) scheint sich dieser Ansicht zuzuwenden, wenngleich er auch, wie Edinger richtig bemerkt, in derselben Arbeit wieder der Annahme zuneigt, dass die primäre Rinde (Reptilien-Großhirnrinde) Riechrinde sei. Letztere Ansicht wäre nach Edinger, die er früher auch vertrat,

ist dies ein Faserbündel (Fig 35, 36 *tc.p*), das ich Tractus corticalis posterior nennen möchte, und das gleich wie der vordere gleichnamige Tractus aus der subzellulären Schicht des Cortex herrührt. Man kann diese Faserschicht bis beinahe zum Epithalamus auf horizontalen Längsschnitten verfolgen (Fig. 36). Sie führt nur zum Theil markhaltige Fasern, die ziemlich breite Elemente sind. Wohl zu unterscheiden von dieser Faserlage ist das marklose bereits besprochene Endbündel des Tractus areo-septalis (Fig. 42 *rs*), das in der molekularen Lage des Cortex caudalwärts zieht, um sich dann in der medialen Hälfte desselben noch vor dessen Umbiegung in den lateralen Manteltheil aufzusplittern. Man kann dann auf der Serie den Tractus corticalis posterior sehr gut bis in die Commissura fornicis verfolgen, wo er eine völlige Kreuzung eingeht und auch Bündel an die Columna fornicis gelangen lässt, was jedoch nicht immer festzustellen ist.

Es befinden sich außerdem in dem Gyrus fornicatus sowohl median- als auch lateralwärts Faserbündel (Fig. 35 *tc.a''*, *tc.a'''*), die nicht zur Comissura fornicis gelangen und allem Anscheine nach Associationsbündel ungekreuzter Art zwischen verschiedenen Rindenbezirken darstellen. Die Untersuchung der feineren Struktur des Reptiliencortex, wie die Brüder Ramon y Cajal begonnen haben, wird weiteren Aufschluss auch über diese Faserung zu ertheilen haben.

Fassen wir nun das über das Kommissurensystem Mitgetheilte zusammen, so erhalten wir folgendes Bild an der Hand des beigegebenen Schemas (Fig. 15) über dasselbe. Die sekundäre Commissura anterior dient zum Theil zur Verbindung zwischen den beiden Bulbi (Bulbi + Lobi) olfactorii (roth), sie führt aber auch Querfaserungen in sich, die das ganze Striatumgebiet aber auch noch den lateralen Cortextheil des Occipitallappens unter einander verbindet (gelb); auch verläuft ein Associationsbündel zwischen Gyrus fornicatus und dem angeführten Cortextheil in derselben. Da nun der laterale Cortextheil nie zur Ammonsrinde sich gestaltet, so wird die Behauptung Edinger's, dass die Commissura anterior nur Riechgebiete unter einander verbände, auch schon darum hinfällig. Aber auch das angegebene Verhalten zum Striatum trägt noch dazu bei.

irrthümlich (l. c., pag. 324—325), denn es wäre außer der ammonalen Rinde nicht die ganze Hirnrinde der Reptilien, sondern nur der »größte Theil« derselben Riechrinde.

In der Commissura fornicis sind, in so fern die Kreuzungen der Fasern aus dem frontolateralen Manteltheil in Betracht kommen, die ersten Anfänge für ein Balkensystem gegeben (schwarz), so weit aber die Kreuzung die Fasern aus dem hinteren Palliumtheil betrifft, so erblicken wir darin ein beginnendes Psalterium oder Commissura hyppocampi, denn die Einstülpung zur Ammonsfalte konnte nur von der medialen Mantelwand des primären Occipitallappens der Reptilien erfolgen, wie hierauf ja die Ontogenie der Säugethiere deutlich hinweist. Obgleich ich somit in dem Tractus corticalis posterior den Beginn einer Fimbria erblicke, so möchte ich doch noch keinen Theil des medianen Occipitalcortex der Reptilien nach dem Vorgange Spitzka's (21) mit Gebilden des fertigen Ammonshorns vergleichen, denn ich erblicke in diesen Zuständen der Reptilien nur den allerersten Beginn einer kräftigen Ausbildung eines sekundären Riechgebietes bei den Säugethieren, für die alle Erfordernisse bei den Reptilien, wie P. Ramon y Cajal richtig für das ganze Vorderhirn bemerkt, in nuce gegeben sind.

Die Ansicht Edinger's aber, nach welcher es bei den Reptilien noch kein Stirnhirngebiet gäbe, sondern das ganze Pallium dem Riechgebiete zuzurechnen sei, und folglich die »Commissura pallii« dem Psalterium entsprechen müsste, ist meines Dafürhaltens nach, wie ich schon weiter oben mittheilte, hinfällig. Es ist nämlich nicht annehmbar und findet ja auch durch die Vergleichung keine Stütze, dass der Theil des Mantels frontal vor dem Kommissurensystem noch dem ammonalen Gebiet zuzurechnen wäre. Der Vergleich mit den Säugethieren weist vielmehr darauf hin, dass aus dem Gebiet des Mantels hinter dem Kommissurensystem allein die Ammonseinrollung entsteht, jenes vordere Gebiet aber dem Theil des Mantels entspricht, aus welchem von hinten nach vorn zu gerechnet das Gebiet der Insel und der Stirnlappen sich bilden. Denn ganz richtig, vorgebildet »in nuce« müssen diese Theile bereits bei den Reptilien sein, dies involvirt die hohe Ausbildung des ganzen Mantels. Was bei den Reptilien vorhanden, das ist bereits bei ihren Vorgängern, den Selachiern, vorhanden, und nur aus diesen primären Anfängen gestalteten sich die verhältnismäßig schon hoch differenzirten Zustände der Reptilien, wie die Differenzirung des ganzen Vorhirn-Kommissurensystems, der Occipitallappen mit der beginnenden ammonalen Region, etc. Eben so ist es aber nach Berücksichtigung dieser

verhältnismäßig zu den Zuständen der Säugethiere niederen aber doch genügend entwickelten Tektonik der Reptilien anzunehmen, dass in ihr für die höhere Differenzirung alle Faktoren gegeben seien. Wir können wohl sagen, dass der Stirnpol der Reptilien noch kein Stirnlappen im Sinne der Säugethiere ist, nicht aber, dass es die dazu erforderliche Vorstufe nicht in sich besäße. Er vereinigt noch verschiedene Potenzen mit einander, die nach erreichten höheren Erfordernissen zu höherer Stufe gelangen und die weitere Differenzirung in Stirnlappen und Insulagebiet einleiten. Ein primärer Gyrus fornicatus ist in dem ventralen Theil des Reptilienseptums schon gegeben, dies bedarf wohl nicht der weiteren Ausführung und es müsste nur sein, dass, wie dies vielfach geschah, der ganze laterale und frontale Theil des Gyrus fornicatus der Säuger dem Riechgebiete zugerechnet und der frontale Theil vom Gyrus frontalis, was anatomisch undurchführbar ist, folglich abgetrennt würde. Hierfür ist aber auch Edinger nicht und auch ihm ist es »fraglich geworden, ob der Gyrus fornicatus zum Riechapparat gehört« (6, pag. 208).

Und zum Schlusse, vorgreifend den diesbezüglichen Ergebnissen im dritten Theile dieser Studien, möchte ich kurz jetzt schon mittheilen, dass die Commissura fornicata der Reptilien, eben so wenig mit der Commissura superior Ziehen's oder dem Balken Flower's und Turner's der Monotremen direkt verglichen werden kann, wie die sekundäre Commissura anterior derselben mit der mächtigen Commissura anterior s. ventralis der letzteren. Denn die Commissura fornicata der Saurier enthält echte Balkenbestandtheile und die primäre Anlage eines Psalteriums und ihre Commissura anterior entspricht jener der Placentalia. Dem gegenüber ist die Commissura superior der Monotremen bekanntlich Hyppocampus-Kommissur oder Psalterium, da sie nur gekreuzte Fimbriafasern in sich führt und ihre Commissura ventralis (Eliot Smith) s. anterior enthält noch außer den Bestandtheilen der (sekundären) Commissura anterior der Reptilien, wie ich es bei Echidna sehe, jene Balkenbestandtheile, welche die beiderseitigen Palliumabschnitte, mit Ausschluss jener des Gyrus ammonis, mit einander verbindet. Oder wenn wir diese Balkenbestandtheile mit a bezeichnen und mit b jene des Psalteriums, jene der Commissura anterior der Reptilien und placentalen Säugethiere aber mit c, so würde die Commissura fornicata der Reptilien oder $A = a + b$, die obere Kommissur der Monotremen oder $A' = b$, während die sekundäre Commissura anterior der Reptilien oder $B = c$ wäre, die Ventralkommissur der Monotremen B' aber $a + c$

entsprechen. Es würde dann die ventrale Kommissur der Monotremen den oberen oder ammonalen Bestandtheil bei den Marsupialiern abgegeben haben, um den ganzen Balken der Placentalier zu bilden. Hiermit steht auch die allmähliche Abnahme der ventralen Kommissur der Marsupialier in Einklang. Die Verhältnisse der Reptilien, so sehr sie auch eine Vorstufe für die Verhältnisse der Placentalia darstellen, würden sich direkt auf die Orniden vererbt haben, nicht aber auf die Säugethiere, die aus der primären Commissura anterior auf eine andere Weise ihr definitives Vorderhirnkommissurensystem erlangen. Es waren offenbar sehr alte und nun ausgestorbene Vertreter der Reptilien, bei denen eine primäre Commissura anterior für beide Abtheilungen, also für die heutigen Sauropsiden und Säugethiere, zum Ausgangspunkt diente.

Diese meine Ableitung des Placentarierbalkens würde widersprechen jener Eliot Smith's, der ja den ganzen Balken aus der oberen Kommissur der Monotremen entstehen lässt, allerdings mit Hineinziehung von Neubildungen.

Litteraturverzeichnis.

1) R. Burckhardt, Untersuchungen am Gehirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LII. 1891.
2) E. Brandis, Untersuchungen über das Gehirn der Vögel. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLI. 1893.
3) C. Calleja, La Region olfactoria del cerebro. Madrid 1893. (Mir im Original unzugänglich, daher citirt nach Edinger.)
4) L. Edinger, Neue Studien über das Vorderhirn der Reptilien. Abhandl. der Senckenberg'schen naturf. Gesellschaft. Bd. XIX. 1896.
5) —— Studien über das Zwischenhirn der Reptilien. Ebenda. Bd. XXII. 1899.
6) —— Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. 5. Aufl. 1896.
7) —— Einige Bemerkungen anlässlich der Arbeit: Bau des Wirbelthiergehirns von Bela Haller. Journal of Comparative Neurology. Vol. IX. 1899.
8) —— und A. Wallenberg, Untersuchungen über das Gehirn der Tauben. Anatom. Anzeiger. Bd. XV. 1899.
9) B. Haller, Der Ursprung der Vagusgruppe bei den Teleostiern. Festschrift für C. Gegenbaur. Bd. III. 1897.
10) —— Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXV. 1898.
11) L. C. Herrick, Topography and Histology of the brain of certain Reptiles. The Journ. of comp. Morphology. Bd. III. 1891.

12) L. C. Herrick, The Hippocampus in Reptilia. Ebenda. Bd. III. 1891.
13) M. Köppen, Zur Anatomie des Eidechsengehirns. Morpholog. Arbeiten. Bd. I. 1892.
14) Ad. Meyer, Über das Vorderhirn einiger Reptilien. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LV. 1893.
15) M. v. Mihalkovics, Entwicklungsgeschichte des Gehirns. Leipzig 1877.
16) H. F. Osborn, The Origin of the Corpus callosum. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XII. 1887.
17) P. Ramon y Cajal, El Encephalo de los Reptiles. Barcelona 1891.
18) S. Ramon y Cajal, El fascicola longitudinal posterior los reptiles. Rivista trimestria micrographica. Bd. II. 1877. (Citirt nach Edinger.)
19) H. Rabl-Rückhardt, Einiges über das Gehirn der Riesenschlange. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LVIII. 1894.
20) —— Das Centralnervensystem des Alligators. Ebenda. Bd. XXX. 1878.
21) Spitzka, Notes on the brain of Iguana. Journ. of nervous and mental Diseases and Science. 1880.
22) J. Bellonci, Über die centrale Endigung des Nervus opticus bei den Vertebraten. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLVII. 1888.
23) Th. Ziehen, Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. Zoologische Forschungsreise in Australien von R. Semon. Bd. III. 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV—XIX.

Allgemeine Bezeichnungen.

bof Bulbus olfactorius,
sg Glomerusschicht desselben,
sgr äußere graue Schicht desselben,
sgr' innere graue Schicht desselben oder die Lage der Mitralzellen,
kst Nervenfaserlage oder Körnerschicht des Bulbus,
ar.olf Area olfactoria,
ar.par Area parolfactoria,
g.ao Ganglion areae olfactoriae,
f.oc.s Funiculus olfactorio - corticalis superior,
t.bip Tractus bulbaris infero-posterior,
tos Tractus olfactorius septi,
tbs Tractus bulbo-striatus,
scr Sulcus coronalis,
g.fr Gyrus fornicatus,
fol Fovea limbica,
sp Vorhirnseptum,
c.fr Commissura fornicata,
pb primärer Balken,
tc.a Tractus corticalis anterior,
tc.p Tractus corticalis posterior,
c.a Commissura anterior,
c.p Commissura posterior,
st Striatum,
g.h Ganglion habenulae,
c.h Commissura habenulae,
Ep Epiphyse,
Hyp Hypophyse,
I Infundibulum,
l.inf Lobus inferior,
g.l.inf Ganglion lobi inferioris,
Vg Vereinsgebiet,
c.m Corpus mamillare,
r Processus infundibuli,
f.th.p Fasciculus thalamo-prosencephalicus,

f.sth Funiculus thalamo-epistriaticus,
bvhb basale Vorhirnbahn,
th.o innerer großer Thalamuskern,
th.o' Thalamus-Rindenkern (Stratum zonale Aut.),
th.o'' Ganglion des Rindenkernes,
nol Nucleus opticus latero-anterior (Corpus geniculatum laterale Aut.),
nol' Nucleus opticus latero-posterior,
vb Verbindungsstrang zwischen dem Nucl. opticus lateralis und lobus opticus,
n.pt Nucleus praetectalis,
opt Opticus,
c.po Commissura postoptica,
opt' Opticuswurzel aus dem Lobus opticus,
opt'' Opticuswurzel aus dem Thalamus,
opt''' Opticuswurzel aus dem Nucleus opticus lateralis,
dk Dachkern des Lobus opticus,
f.hab Habenular-Zwischenhirnbahn,
lo Lobus opticus,
glo Ganglion posterius lobi optici,
ols obere, *uls* untere } Längsfaserschicht des Lob. opt.,
t Tuberculum impar superius,
w' Tuberculum impar inferius,
sinte Sulcus interencephalicus,
g.ip Ganglion interpedunculare,
c.an Commissura ansulata,
f.vi subependymales Fasersystem,
f.hp Funiculus habenulae posterior,
f.rf Fasciculus retroflexus (s. MEYNERTI),
tz Thalamus-Zwischenhirnbahn,
oh Tractus olfacto-habenularis,
hc Tractus cortico-habenularis,
dv' Fasciculus thalamo-mamillaris superior,
dv Fasciculus thalamo-mamillaris inferior,
dvb laterale dorsoventrale Zwischenhirnbahn,
kh Kleinhirn,
y dorsaler Bindearm,
y'' gekreuzter Bindearm,
h' caudaler Bindearm (gebildet aus den Wurzelfasern aus dem Kleinhirn in die motorischen Nerven),
f.p Funiculus longitudinalis posterior (s. medianus KÖLLIKER),
fp' vorderes Ende desselben,
M gemischtes Längsfasersystem des metameren oder postchordalen Hirns (Haubenbahn Aut.),
s gemischtes sensorisches System der Oblongata,
h absteigende Kleinhirnbahn,
pyb Pyramidenbahn,
pk Pyramidenkreuzung,
kb dorsale Kleinhirnbahn der Oblongata,
amb gekreuzte laterale Associationsbahn des Lobus opticus,
amb' ungekreuzte Associationsbahn (beide zusammen bilden die sog. Mittelhirn-Schleifenbahn),
nb Verbindungsstrang zwischen Tectum und dem Vereinigungsgebiet,
dv.zhb dorso-ventrale Zwischenhirnbahn,
bnom caudale Verbindungsbahn des Nucleus opticus lateralis,
III Oculomotorius,
III.vk ventraler Oculomotoriuskern,
IV Trochlearis,
IV.mk'' innerer Trochleariskern,
IV.mk''' runder Trochleariskern,
IV.mk'''' oberer Theil desselben,
IV.com Trochleariskreuzung,
V' erster Trigeminus,
V'k gekreuzte absteigende Wurzel desselben,
V'mk'' vorderer (oraler) eingeschobener Kern derselben,
V'a motorische Wurzel des ersten Trigeminus,
V'b sensorische Wurzel desselben,
nra Nucleus rami trigemini descendentis,
ra.V Ramus descendens trigemini,
V.''a motorische Wurzel des zweiten Trigeminus,
V''.b sensorische Wurzel des zweiten Trigeminus,
V.g Ganglion trigemini spinale,
VIII Acusticus,
VII Facialis,
X Vagus,
lf Lateralfurche der Oblongata,

ivds innere ventrale Querfaserung der Oblongata,
avds äußere ventrale Querfaserung der Oblongata,
uh Unter- oder Ventralhorn,
mk mittleres motorisches Kerngebiet der Oblongata,
mk' eingeschobene Kerne aus diesem Gebiete,
ok oberer Kern des mittleren motorischen Kerngebietes,
sog sensorisches Oblongatagebiet,
i.ll innere Lateralbahn,
a.ll äußere Lateralbahn,
ll vereinigte Lateralbahnen,
rd dorsolaterale Längsbahn,
vll ventrolaterale Längsbahn,
p.ch Plexus choroideus anterior,
p.ch' Plexus choroideus posterior.

Tafel XV.

Fig. 1. Das Vorhirn von oben.
Fig. 2. Sagittalschnitt durch das Striatum (*st*) und Epistriatum (*st'*).
Fig. 3. Eben so geführt durch den lateralen Theil des Bulbus olfactorius (*b.of*).
Fig. 4. Sagittalschnitt durch die Area olfactoria (*ar.olf*) und den Tractus bulbo-striatus (*t.bs*).
Fig. 5. Eben so geführt durch das Mesostriatum (*st''*) und trifft bereits den Opticus sammt seinen beiden Wurzeln, jenen aus dem Lobus opticus (*opt'*) und aus dem Thalamus (*opt''*).

Alle vier Sagittalschnitte gehören einer und derselben Weigert'schen Serie an, wie die Abbildungen auf Taf. XVI.

Tafel XVI.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch das Ganglion areae olfactoriae (*g.ao*) und die Bindearme des Kleinhirns (*y*, *y''*).
Fig. 7. Eben so, noch dasselbe Ganglion und den Nucleus opticus lateralis post. (*nol'*) treffend.
Fig. 8. Eben so, durch den Bulbus olfactorius (*b.of*) und das gekreuzte gemischte Längsfasersystem (Schleife Aut.) des Lobus opticus.
Fig. 9. Eben so, die Commissura posterior (*cp'*) und das Ganglion lobi optici posterius (*glo*) treffend.
Fig. 10. Eben so, durch den Recessus infundibuli (*r*), das Infundibulum (*I*) und den Funiculus longitudinalis posterior (*fp*) treffend.
Fig. 11. Medianster Sagittalschnitt nach zwei Karmin- und einem Weigert-schen Präparat kombinirt.

Tafel XVII.

Bis auf die Figg. 15 und 22 nach Frontalschnitten zweier Weigert'schen Serien, doch sind die Kerne nach Karminpräparaten eingetragen. Figg. 12—14 nach derselben Vergrößerung; Figg. 16—21 nach derselben Vergrößerung, die jedoch zweimal größer als die ersten Figuren ist.

Fig. 12. Durch das frontale Ende des linken Vorhirns hinter dem Bulbus olfactorius.
Fig. 13. Etwas vor dem System der Commissura anterior.
Fig. 14. Durch das System der Commissura anterior.

Fig. 15. Schematischer Horizontalschnitt durch das ganze Vorhirn, um das ganze System der Commissura anterior zu veranschaulichen. Schwarz ist das Fasersystem aus dem frontalen, violett jenes aus dem caudalen (ammonalen) Hirnrindentheil, roth das Fasersystem aus den Bulbi olfactorii, und gelb das hintere Querfasersystem der Commissura anterior (*c.a*) gehalten.

Fig. 16. Frontaler Querschnitt durch die hintere Hälfte des Vorhirns, so, dass auch die vorderste Hälfte des Thalamus opticus (*th.o'*) getroffen wurde.

Fig. 17. Eben so durch die Commissura postoptica (*c.po*).

Fig. 18. Eben so durch die Habenularganglien *hg*) und die Commissura postoptica (*c.po*).

Fig. 19. Eben so durch die Habenularganglien und zu Beginn der abgeflachten Lobi inferiores (*l.inf*).

Fig. 20. Eben so durch die Commissura habenularis (*ch*) und die Mitte der Lobi inferiores (*l.inf*).

Fig. 21. Eben so durch die Mitte der Nuclei optici laterales.

Fig. 22. Aus einem Querschnitt eines Golgi'schen Präparates von einem vor dem Ausschlüpfen sich befindenden Embryo. Dieses Präparat rührt aus der Subthalamusgegend eines Schnittes her, wie etwa Fig. 18. *c* Ependym; *b* Subependymalschicht; *a* Ganglienzelllage. (Vergr. 2/6 Reichert.)

Tafel XVIII.

Frontalschnitte, die je nach einem Weigert'schen und einem dem entsprechenden Karminpräparat, letzteres, in so fern die Kerne in Betracht kamen, gezeichnet wurden. Die Schnitte folgen mit verschiedenen Unterbrechungen auf einander. Vergrößerung dieselbe wie bei den letzten Figuren der vorigen Tafel. Figg. 23—27 von derselben Weigert'schen Serie wie die Abbildungen auf der vorherigen Tafel. Figg. 28—30 von einer anderen Weigert'schen Serie.

Fig. 23. Durch die Commissura posterior, bald hinter den Habenularganglien.

Fig. 24. Durch das caudalste Ende derselben Commissur, so, dass bereits auch ein Stück der Oculomotoriuswurzel (*III*) getroffen wurde.

Fig. 25. Durch den vollen Ursprung des Oculomotorius (*III*).

Fig. 26. Durch die Mitte der Commissura ansulata (*c.an'*).

Fig. 27. Durch die Mitte des hinteren Kernes vom Lobus opticus (*glo*).

Fig. 28. Durch die Trochleariskreuzung.

Fig. 29. Durch die Wurzel des ersten Trigeminus.

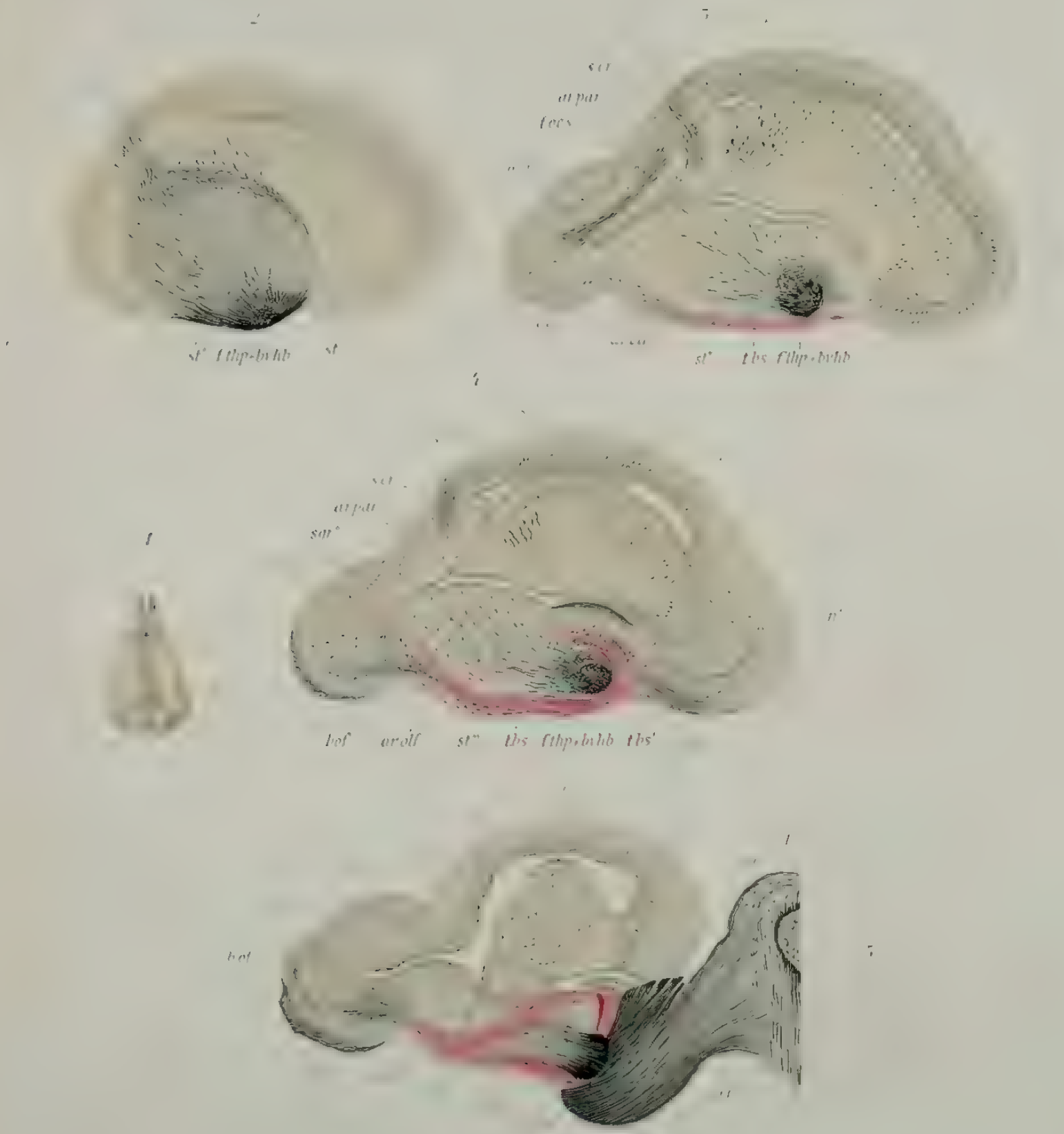
Fig. 30. Durch die Wurzel des zweiten Trigeminus.

Fig. 31. Aus einem karmintingirten Querschnitte zwischen dem Abgang des zweiten Trigeminus und dem des Acusticus, um das Verhalten der Riesenzelle (*rz*), die der Mauthner'schen Zelle der Knochenfische und Chimaeren entspricht, zu demonstriren. (Vergr. 3/6 Reichert.)

Tafel XIX.

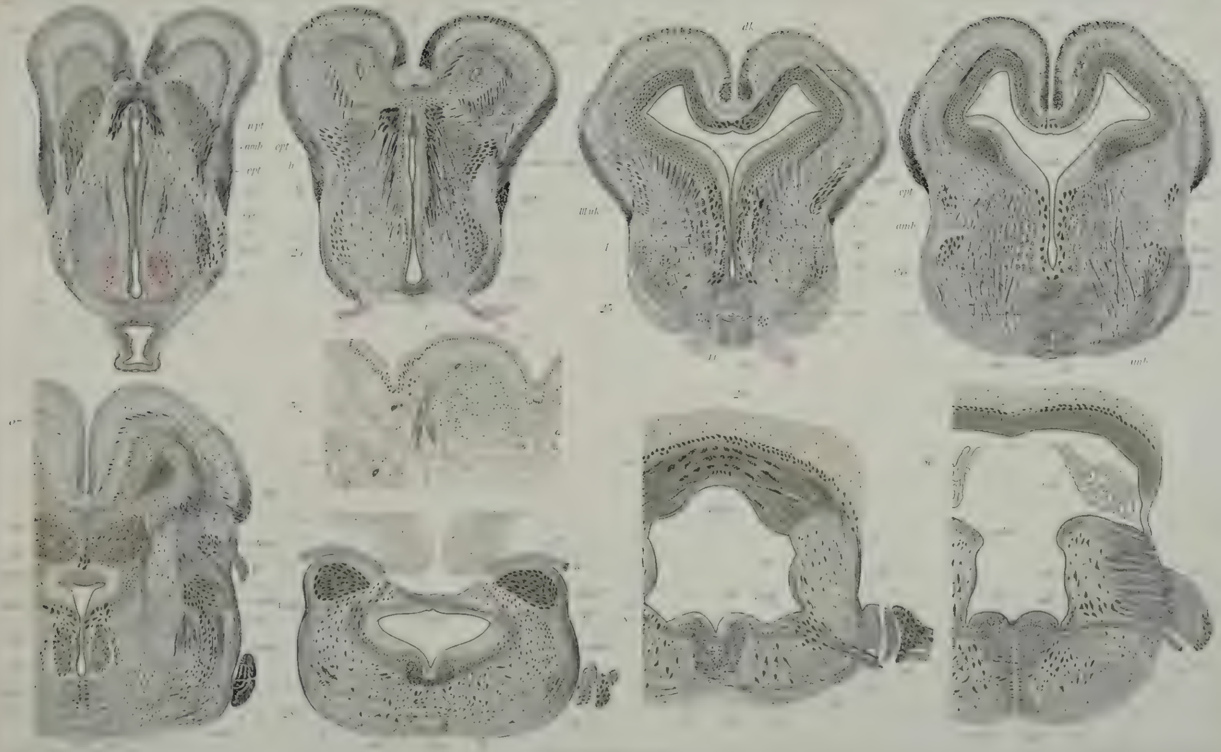
Die Figg. 32—34 nach derselben Serie wie Fig. 31. Die Figg. 35—43 sind Abbildungen horizontaler Längsschnitte, jene von 35—41 und 43 von derselben Weigert'schen Serie, doch die Figg. 35, 36, 42, 43 zweimal stärker vergrößert. Fig. 42 ist nach einem Karminpräparat und die Fasersysteme nach einem Golgi-schen Präparat eingetragen.

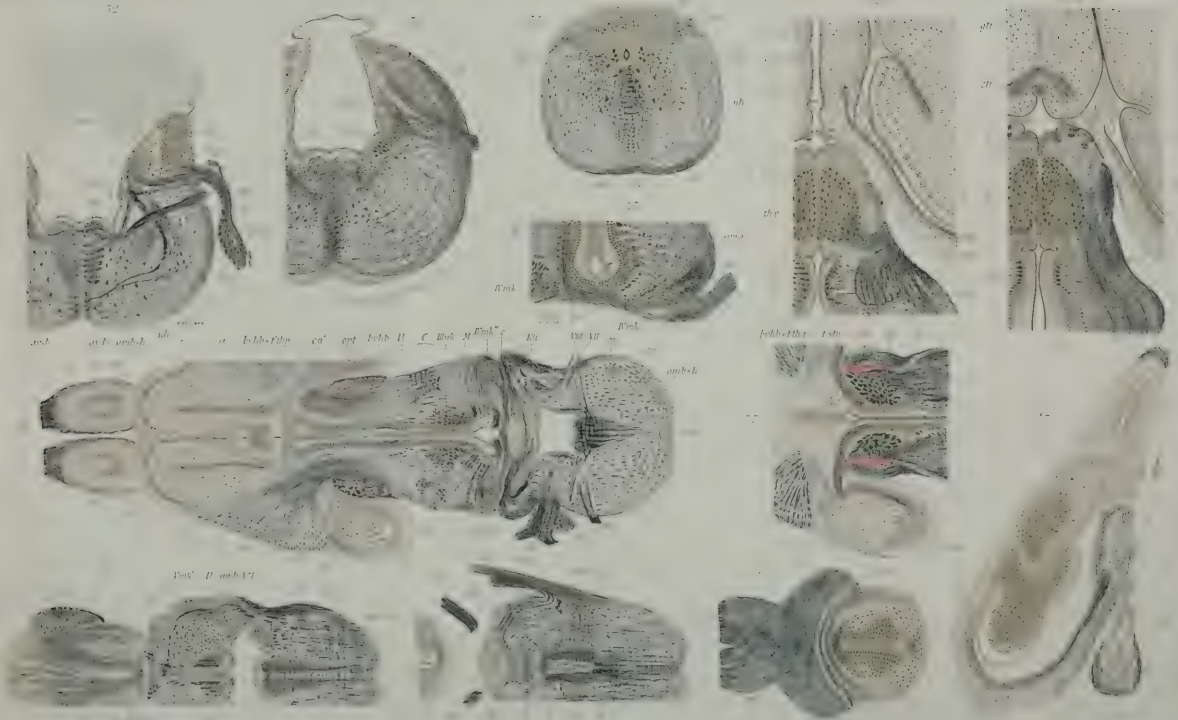
Fig. 32. Durch den Acusticus- und Facialisursprung.
Fig. 33. Durch den Vagusursprung.
Fig. 34. Durch das Halsmark in der Gegend der Pyramidenkreuzung (*pk*).
Fig. 35. Oberhalb der primären Fornixkommissur und unterhalb der Habenularganglien.
Fig. 36. In der Höhe der Fornixkommissur und durch die ventrale Hälfte des Nucleus opticus lateralis post. (*nol'*).
Fig. 37. Unterhalb der Commissura anterior und durch die ventrale Hälfte des Thalamus opticus (*th.o*).
Fig. 38. Entlang des basalen Vorhirnbündels (*bvhb*) und der sensorischen Trigeminuswurzel.
Fig. 39. In gleicher Höhe mit der Kreuzung des Vorhirnbündels (*bvhb.k*).
Fig. 40. In gleicher Höhe der motorischen Trigeminuswurzel (*V'.a*).
Fig. 41. Durch den Infundibulartheil und das Chiasma.
Fig. 42. Durch das Vorhirn oberhalb der beiden Vorhirnkommissuren.
Fig. 43. Durch den Trochlearisursprung.


st' f thp-bvhb st
st' tbs f thp-bvhb
bof arolf st'' tbs f thp-bvhb tbs'
bof

jav
arclt
opt
fthp
bvhb
lmf
ub
dv
dv'
bnem
amb'
gh
cp'
IIImk
sinte

thir
opt
ob
thab
ob
thab


dk
upt
amb
cpt
cpt
IIIuk
cpt
amb
amb



Vom Bau des Wirbelthiergehirns.

III. Theil. Mus,

nebst Bemerkungen über das Hirn von Echidna.

Von

Dr. B. Haller,

a. o. Professor für Zoologie an der Universität Heidelberg.

Mit Tafel XX—XXVI und 4 Figuren im Text.

Ähnlich wie im zweiten Theil dieser Studien mit dem Reptilienhirn (Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXVIII), soll auch hier das Säugethiergehirn an einer Thierform zur Darstellung gelangen. Es war mir auch hier vortheilhafter erschienen, eine geeignete Form auszusuchen und deren Hirn, so weit es das gesteckte Ziel zu erfordern schien, zu bearbeiten. Das Mäusegehirn ist entschieden aus mehr als einem Grunde hierzu geeignet; denn erstens ist durch die glatte Oberfläche des Großhirnmantels, der ja so zu sagen gar keine Gyri besitzt, eine geringere Komplikation an den Vorhirnbahnen im Vergleich zu Säugern mit stark gefalteten Vorhirnmänteln vorauszusetzen. Dann bietet aber auch bezüglich der Technik ein kleines Gehirn geringere Schwierigkeiten und sind die Präparate viel übersichtlicher.

In mancher Beziehung wäre freilich das Gehirn von Erinaceus in so fern von Vortheil gewesen, als die Balkenverhältnisse ursprünglicher sind wie bei den Nagern, dem gegenüber fällt aber die vielfache Faltung der Großhirnoberfläche nachtheilig in die Wagschale.

Das Gehirn anderer Nager besitzt zwar auch wenig oder gar keine Gyri, doch sind die Hirne der mitteleuropäischen Formen alle größer wie jenes der Maus. Das Gehirn der Talpa, welches ja durch die Ganser'sche Studie (7) bekannt wurde, konnte schon

wegen der reducirten Verhältnisse der Augen nicht in Betracht kommen. Die Gehirne von kleineren Raubthieren, wie etwa jene von Sorex und des Wiesels, wären schon in größeren Mengen zu erhalten gewesen, doch ist die Hirnrinde nicht mehr glatt.

So glaube ich denn das richtige Objekt gewählt zu haben. Dabei ist Alles, was bezüglich der Bearbeitung des Reptilienhirns im zweiten Theil gesagt wurde, in Erinnerung zu bringen. Es lag auch bei dem Säugethier nicht in meiner Absicht, eine erschöpfende Monographie zu geben, als vielmehr an der Hand eines Vertreters das Gehirn zum Zweck der Vergleichung übersichtlich zu bearbeiten und für manche Theile des Hirns auf diese Weise eine genauere Erklärung zu sichern. Die sehr umfängliche Litteratur über das Säugethiergehirn, hauptsächlich aber jene über das Menschenhirn, konnte nur in so fern berücksichtigt werden, als dies unbedingt nöthig war. Dies dürfte wohl keinen begründeten Tadel nach sich ziehen.

Ein großes Verlangen wäre heute die genaue Bearbeitung des Baues vom Monotremengehirn mit den neueren Methoden, was, so viel ich weiß, durch den zweiten Theil der Ziehen'schen Arbeit (32) erfolgen soll. Sehr erwünscht kam mir für meine Studien das Gehirn einer Echidna, welche einige Zeit hier im physiologischen Institut mit einem zweiten Exemplar lebend gehalten wurde und nach erfolgtem Ableben an das hiesige anatomische Institut gelangte. Herr Professor Gegenbaur hatte die Güte mir das Gehirn dieses Exemplars gütigst zur Verfügung zu stellen. Wenn nun ein einziges Gehirn dazu selbstverständlich auch nicht ausreicht, selbst die brennendsten Fragen zu prüfen, so versuchte ich wenigstens Einzelnes daran zu eruiren und nun das Gefundene, in so fern es von allgemeinem Werthe schien und hier ergänzend verwerthet werden konnte, zusammenzustellen.

Heidelberg, December 1899.

I. Das chordale Hirn oder Epencephalon und der Ursprung der metameren Nerven.

Während die wichtige Grenzmarke zwischen dem chordalen oder metameren Hirn und unsegmentirtem[1] Vorderhirn, der Sulcus inter-

[1] Ch. Hill (16) berichtet über eine vollständige Metamerie des Forellen- und Hühnergehirns während der Ontogenese, und somit wäre, falls sich seine

encephalicus, sich von den Fischen an auch auf die Reptilien vererbt und bei Emys wenigstens, wie wir es im II. Theil dieser Studien gesehen haben, sich auch bei dem entwickelten Thiere vorfindet, verstreicht er schon während der Ontogenese bei den Säugethieren. Sein Auftreten und allmähliches Verschwinden lässt sich

---

Angaben vollinhaltlich bestätigen würden, eine Eintheilung des Vertebratengehirns in einen metameren und einen unsegmentirten Abschnitt hinfällig. Die ausführliche Publikation von Hill ist noch nicht erschienen, doch ist die vorläufige Mittheilung auch mit Abbildungen versehen, und es lässt sich darum eine gewisse Einsicht in die Verlässlichkeit dieser Befunde schon jetzt gewinnen. Nach seiner Angabe würde das Hirn von Salmo purpuratus und des Hühnchens noch während des Bestandes vom Neuroporus in elf Segmente zerfallen, von denen die drei ersten dem prächordalen Hirn oder Vorhirn (fore brain) angehören würden, beim Hühnchen aber während der Ontogenese nicht mehr so deutlich zum Ausdruck gelangen wie bei Salmo. Auf das sogenannte Mittelhirn kommen das vierte und fünfte Segment; das Kleinhirn entsteht aus dem sechsten Segment, und die übrigen Segmente gehören der Medulla oblongata an. Die fünf ersten Segmente sollen sich nicht wesentlich von jenen der hinteren unterscheiden. Von den Segmenten der Medulla werden sowohl vom 33 Stunden alten Hühner-Embryo als auch von 22 Tage alten Salmo-Embryonen Abbildungen von horizontalen Längsschnitten beigegeben, und die gute Abgrenzung der Zellen lässt erkennen, dass es sich hier wirklich um eine Segmentation handelt, wie eine solche in der Oblongata, wenigstens in der Oberfläche des Rautenhirns, schon des öftern gesehen wurde. Es beobachtete Remak fünf bis sechs Segmente dort bei dem Hühnchen, Dursy sechs bei 6,5 mm langen Rinds-Embryonen, Goette fünf bei einer bereits entwickelten jungen Unke, und Dohrn acht bis neun bei Perca-Embryonen. Aber auch ein Übergreifen einer Segmentation auf das sogenannte Mittelhirn, das ja noch dem postchordalen Hirntheil angehört, wurde von Bischoff bei Hunds-Embryonen gesehen. Ferner ist eine Segmentation der Medulla gesehen worden von Béraneck bei Lacerta- und von v. Kupffer bei Forellen-Embryonen, und auch ich habe Ähnliches im Gebiete des Medulla- und sogenannten Mittelhirnbodens bei Salmo gesehen (11). Es ist darum an der Metamerie des postchordalen Hirns, wofür Gegenbaur schon vor geraumer Zeit eintrat, heute wohl nichts einzuwenden, und Hill's Beobachtungen, in so fern die Hirnsegmente mit den übrigen Kopfsegmenten in Einklang gebracht werden können, sind als ein definitiver Abschluss in dieser Sache zu betrachten. Anders freilich würde es sich verhalten mit den Segmenten des prächordalen Hirns oder des Vorhirns. Hier ist nach all dem, was bisher über die Segmentation etc. des Kopfes vorliegt, große Reserve einer angeblichen Segmentation gegenüber zu bewahren, und Hill muss, um seinen Befund zu begründen, seine Beobachtungen auch auf das Verhalten der vermeintlichen Segmentation zur gesammten Segmentation der Vorhirngegend ausdehnen und nicht nur Abbildungen von herausgeschälten Medullarrohren in seiner definitiven Arbeit bringen. Es handelt sich hier wohl nicht um eine wahre Metamerie wie im postchordalen Hirn, sondern um sekundäre Faltungen.

aber ontogenetisch nachweisen. Bereits Burckhardt (2, pag. 373) hat den Sulcus interencephalicus bei menschlichen Embryonen gesehen, doch berichtet er über das weitere Schicksal desselben nichts. Nach Untersuchungen an Embryonen von Sciurus, Mus, Ovis und Cervus capreolus kann ich über das Verhalten dieser Grenzmarke das Folgende berichten. Bei Reh-Embryonen von 1,7 cm (Fig. 49) mit starker Nacken- und Brückenbeuge, bei denen sich das Kleinhirn bereits gut angelegt (*Kh*), die Hypophyse (*Hyp*) abgeschnürt, der Recessus infundibuli weit vorgebildet (*r*), die Epiphyse aber erst in den allerersten Anfängen (*Ep*) sich vorfindet etc., ist die Brückenbeuge (*bb*) sehr stark gekrümmt. Die frontale senkrecht gestellte Wand derselben besitzt jederseits medianwärts eine buckelförmige Erhabenheit (*o*), und zwischen diesen beiden Hügeln befindet sich eine spaltförmige Vertiefung, deren Boden dann sich caudalwärts in den oberhalb der Raphe gelegenen Hirnboden fortsetzt. Frontalwärts, in dem Bereiche des Tectum opticum (*lo*) oder des Vierhügels der Säugethiere, welcher noch keine Abgrenzung in einen vorderen und hinteren Abschnitt aufweist, befindet sich vor den beiden lateralen Hügeln eine seichte Querfurche (*sinte*) und diese ist der Sulcus interencephalicus. Vor ihm, gerade über dem mittleren Schädelbalken gelegen, liegt ein gut umgrenztes Tuberculum impar superius (*t*), und dessen senkrecht gestellte frontale Seite biegt sich etwas ein, um dann weiter ventralwärts in ein Tuberculum impar inferius (*w*) überzugehen. Unter diesem verdünnt sich die noch immer senkrecht gestellte übrige hintere Wand des Zwischenhirns zu einer recht dünnen Platte (*w'*), die sich ventralst oberhalb der Hypophyse in den Recessus infundibuli ausstülpt. Der Recessus weist bereits mehrere Nebenausstülpungen auf. Am Boden des Zwischenhirns stülpt sich die Lamina postoptica (*lpo*) in einen Recessus postopticus aus (*ro'*), und hierauf folgt die nach vorn zu hügelförmig erhobene Anlage des Chiasma (*ch*). Vor der Chiasmaanlage befindet sich der Recessus praeopticus (*ro*), und von hier an setzt sich die immer dünner werdende frontale Wand des Vorhirns als Schlussplatte (*sp*) fort, an der die Stelle des Neuroporus noch angedeutet ist (*np*). In der dorsalen Vorhirnwand ist eine kleine Ausstülpung bemerkbar (*p.ch*), die wohl als die erste Anlage von der vorderen Tela chorioidea gedeutet werden darf. Es zeigt sich also, dass besonders die ventrale Wand des Zwischenhirns in dieser Periode alle jene Bildungen aufweist, die bei Fischen, Amphibien und Reptilien zeitlebens bestehen.

Bei einem anderen Reh-Embryo von 3,5 cm haben sich wesentliche Veränderungen eingestellt (Fig. 50). Die Kleinhirnanlage (*Kh*) zeigt einen wesentlichen Fortschritt und es hat sich in ihr bereits eine ansehnliche Zellschicht vom Mutterboden deutlich abgehoben, auch gelangt die Molekularschicht besser zur Geltung. Auch das Tectum opticum (*lo*) erfuhr eine gewebliche Differenzirung, und an seinem frontalen Ende kommt bereits jetzt die hintere Platte der Commissura posterior als deutliche Querfaserung zum Ausdruck. Vor dieser liegt die vordere Platte derselben Kommissur (*cp*), welche aber bereits dem Zwischenhirn angehört und sich in die nun ansehnliche Epiphysenanlage (*Ep*) ausstülpt. Darauf folgt ein weiteres Stück Zwischenhirndach (*zhd*), das bei dem vorigen Embryo ganz glatt war (Fig. 49 *zhd*), jetzt aber zwei hinter einander gelegene Abschnitte aufweist, von denen der hintere nach innen und der vordere nach außen sich etwas vorwölbt. An das letztere stößt die nun in viele Querfalten sich legende Anlage der vorderen Tela choroidea (*p.ch*). Die Stelle des Neuroporus ist noch immer durch einen Recessus gekennzeichnet (*np*) und der unterhalb desselben gelegene Theil der Schlussplatte hat sich zu einer mächtigen Verdickung, der Anlage des Balkensystems (*sp*), entfaltet. Auch am Zwischenhirnboden haben sich Veränderungen tiefgreifender Art vollzogen; so hat sich der Recessus praeopticus zu einem ansehnlichen Recessus opticus entfaltet (*ro*) und die Anlage des Chiasma weiter entwickelt (*ch*), wobei der Recessus postopticus sich völlig ausgeglichen hat und die Chiasmaanlage ganz kontinuirlich in die Lamina postoptica übergeht. Hypophyse sowie der Recessus infundibuli (*Hyp.*, *r*) haben sich weiter entfaltet, doch hat der ventrale dünne Theil der hinteren Zwischenhirnwand mit Ausnahme des Verstreichens einer früheren Querfalte unter dem Tuberculum impar inferius (Fig. 49 *v*) sich weiter nicht verändert. Die Begrenzung zwischen Tuberculum impar superius und inferius ist nun völlig geschwunden und beide (*w'*, *t*) gehen so kontinuirlich in einander über, dass ohne das vorige Stadium es unmöglich wäre zu erkennen, dass solche Tubercula überhaupt bestanden haben.

Am Boden des metameren oder chordalen Hirns hat sich die Brückenbeuge schon wesentlich dadurch verändert, dass die Biegung bei Weitem keine so große ist wie in dem Stadium von 1,7 cm Länge. Es kam aber auch noch zu einer weiteren, uns hier am meisten interessirenden Veränderung, es hat sich nämlich der Sulcus interencephalicus fast ganz ausgeglichen und seine

frühere Stelle wird nur durch eine kaum wahrnehmbare Einsenkung (*sinte*) gekennzeichnet. Die weiteren, im Bereiche des Kleinhirns im Hirnboden sich findenden Querfalten beziehungsweise Querfurchen erweisen sich lediglich als sekundäre Bildungen, da sie im früheren Stadium durchaus fehlen und somit mit Segmentgrenzen nicht verwechselt werden können. Ein Mäuse-Embryo (Mus agrarius) von demselben Stadium wie der letztbeschriebene Reh-Embryo zeigt im Wesentlichen durchaus das gleiche Verhalten, doch sind die beiden Tubercula impar von einander geschieden, und dieses Verhalten erhält sich auch beim adulten Thiere. Beide Tubercula sind bei diesem von einander durch eine muldenförmige Vertiefung geschieden oder sie grenzen fast an einander (Fig. 3 *t*, *w*). Unterhalb des hinteren Vierhügeltheils wölbt sich der Hirnboden hügelförmig auf, dann senkt er sich ein klein wenig ein und vertieft sich dann hinter dem Trochleariskern (*VII.ok*), gerade unter der medianen Querebene des Kleinhirns in eine Querfurche (*n*). Diese Querfurche hat aber mit dem Sulcus interencephalicus gar nichts zu thun und ist eine durchaus sekundäre Bildung; der Sulcus interencephalicus verstreicht auch bei der Maus eben so wie beim Reh, und so verhält es sich gewiss, so weit meine Erfahrung reicht, bei sämmtlichen Säugethieren. Ich finde ihn nämlich auch bei Echidna nicht, und wenn er sich irgendwo unter den Säugethieren noch erhalten hätte, so wären es wohl die Monotremen gewesen. Es findet sich bei Echidna auch eine Querfurche genau an derselben Stelle wie bei der Maus, also genau unter der medianen Querebene des Kleinhirns (Fig. 42 *n*), und ist eine dieser entsprechende sekundäre Bildung, die wohl am besten als subcerebellare Querfurche genannt werden kann. Sie verstreicht lateralwärts allmählich (Figg. 4—6). Diese Querfurche scheint aber eine ganz allgemeine Verbreitung zu besitzen, wenigstens ist dieselbe auch bei Menschen-Embryonen aus der ersten Hälfte des fünften Monats von v. Mihalkovics (21) gesehen und dargestellt worden (Fig. 25). Ob aber diese unpaare Furche bei den Primaten oder möglicher Weise auch bei anderen Säugethieren nach der Geburt verstreicht oder in irgend einer Beziehung steht mit der Fovea anterior beim Menschen, »die aber ihre Ursache« nach Henle's Angabe u. A. (15, pag. 181) »nur in einer unter der Oberfläche verlaufenden größeren Vene hat«, lasse ich dahingestellt.

Als Resultat vorliegender Erörterung möge somit die Thatsache gelten, dass die einzige Grenzmarke zwischen dem prä- und postchordalen Hirne, diesen beiden phyletisch nachweislich verschiedenen

Abschnitten des Gehirns der Sulcus interencephalicus in der Abtheilung der Säugethiere sich nicht mehr erhält, sondern durch die große Koncentration, die, indirekt durch die mächtige Ausbildung des Hirnmantels bedingt wurde, aufgewogen wird. Nur die Ontogenie giebt noch davon Zeugnis, dass den nächsten Ahnen der Säugethiere der Sulcus interencephalicus eigen war.

Es möge hier, wie das auch in den zwei vorhergehenden Theilen dieser Studien geschehen ist, mit dem Ursprung der Nerven aus dem metameren Hirn begonnen werden.

Der Hypoglossus der Säugethiere besitzt bekanntlich einen Hauptkern, der, wie es uns Kölliker schildert (19): »so lange als der Centralkanal noch geschlossen ist, an der ventralen Seite desselben . . . sich befindet, später bei geöffnetem Kanale am Boden der Rautengrube . . . seine Lage hat«. Kölliker betrachtet ihn als die Fortsetzung eines Theiles der Ventralhörner des Rückenmarks. Dieser Kern dient starken Wurzelfasern zum Ursprung, welche, da ja der Kern in der Olivengegend liegt, in ihrem dorsoventralen Verlaufe bis zur ventralen Peripherie die Oliven durchsetzen. Eine Kreuzung von Hypoglossuswurzelfasern soll es nach Kölliker zwar nicht geben, doch sind Verbindungsfasern zwischen den beiden Kernen vorhanden. Ein kleinzelliger Kern, der ventralwärts vom Hauptkern gelegen, zuerst von Roller beschrieben wurde, wird von Koch und Kölliker in Abrede gestellt. Verbindungen von Pyramidenfasern mit den Hypoglossuskernen wurden von vielen Autoren angenommen und Kölliker unterscheidet wie für jeden anderen motorischen Kern motorische oder zuleitende und sensible oder vom Großhirn wegleitende Pyramidenverbindungen. So werden ferner auch Verbindungen von »inneren Bogenfasern« angeführt, ob dieselben aber aus dem Kleinhirn entstammen, fand ich nirgends angegeben.

Dies vorausgesandt, möge der Hypoglossuskern nur in so fern berücksichtigt werden bei der Maus, als es wegen der allgemeinen Topographie von Belang ist. Der Hypoglossuskern (Fig. 38 *XII.k*) liegt in der ventralen Gegend der Rautengrube, also an der Stelle, wo der Centralkanal in diese mündet, wie bei allen bekannten Fällen bei Säugethieren in der Vagusgegend. Jeder der beiderseitigen Kerne hat eine viereckige Gestalt hier und stößt dorsalwärts fest an den großen, im Querschnitt linsenförmig abgeplatteten Vaguskern des mittleren Kerngebietes (*X.mk*). Die beiden Hypoglossuskerne sind von einander in der medianen Sagittalebene nur durch ein dünnes

und helles neurogliales Septum getrennt, das, dorsalwärts sich verbreitend, auch die beiden Vaguskerne des mittleren Kerngebietes von einander trennt. Nur wenig rücken die beiden Hypoglossuskerne in der Rautengrube dorsalwärts und nehmen den Vaguskernen gegenüber immer eine etwas ventrale Lagerung ein. Daraus, wie aus der ganzen Phylogenese des Hypoglossuskernes geht deutlich hervor, dass er dem ventralen Kerngebiet angehört und, wie KÖLLIKER richtig bemerkt, als eine Fortsetzung des Ventralhornes vom Rückenmarke zu betrachten sei.

Der sogenannte ROLLER'sche Nebenkern, der ja bei Mensch, Hund und Katze lateralwärts vom Hypoglossus-Hauptkern gefunden wurde, fehlt bei der Maus, wenigstens habe ich ihn nie beobachten können, dessen Zugehörigkeit zum Hypoglossus ja vielfach bezweifelt wird. Vielleicht ist dieser Kern bloß ein abgetrennter kleiner Theil aus dem mittleren Vaguskern, worauf das Fehlen bei der Maus hinzuweisen scheint.

Der »Hypoglossus-Hauptkern« zeigt bezüglich seiner Ganglienzellen auch bei der Maus gewisse Differenzirungen, auf die ja bei anderen Säugern besonders BECHTEREW (1, pag. 146) aufmerksam machte. Speciell bei der Maus besteht diese Differenzirung als eine dreifache. Dorsal im Kern (Fig. 38) liegen die größten Zellen von ganz auffallendem Umfang, und hauptsächlich aus diesem Kernabschnitt sieht man zahlreiche Wurzelfortsätze in den Wurzelstamm des Nerven gelangen. Eine ventrale, gleichfalls großzellige Zellgruppe liegt an der Austrittsstelle des Wurzelbündels aus dem Kern. Medioventralwärts, dem ganzen Kern des Funiculus posterior gegenüber beginnend, liegt dann noch eine ganz kleinzellige Zellgruppe. Alle diese Kernabschnitte werden von einem feinen molekulären Mantel umsäumt, oder liegen vielmehr in demselben. Diese molekuläre Masse besteht aus feinsten Verästelungen der Netzfortsätze sämmtlicher Ganglienzellen des Kernes, als aus centralem Nervennetz[1].

[1] Das centrale Nervennetz ist unlängst von ALBRECHT BETHE mit neueren technischen Methoden abermals dargestellt und darauf hin beschrieben worden (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV. 1900). Ganz unrichtiger Weise aber schreibt die Entdeckung dieses pericellulären Netzes BETHE GOLGI zu und möchte es »GOLGI'sches Netz« nennen. Gegen ein solches Verfahren muss entschieden Einwand erhoben werden, denn dieses Netz wurde ja bekanntlich vor nunmehr zwanzig Jahren von J. GERLACH bei Säugethieren entdeckt und von mir später bei Wirbellosen- und Wirbelthieren, sowie vor mir schon von BELLONCI im Hirne der Knochenfische, ausführlichst beschrieben. Weder GERLACH als Entdecker, noch mich als denjenigen, der am ausführlichsten über dieses

Eine Kreuzung von Wurzelfasern kommt auch bei der Maus gewiss nicht vor, wie eine solche übrigens schon von v. Gudden für andere Säuger in Abrede gestellt wurde, und dieser auf experimentellem Wege gewonnenen Thatsache schließen sich heute ziemlich alle Autoren an. Dafür habe ich aber bei Embryonen mit der Golgischen Methode Netzfortsätze aus Ganglienzellen des einen Kernes darzustellen versucht, die quer in den anderseitigen Kern hinüberzogen und sich dort verästelten, eine Beobachtung, die bereits von S. Ramon y Cajal gemacht wurde.

Für unsere Betrachtungen von größerem Interesse ist der Ursprung des Vagus und Glossopharyngeus. Beide Nerven der Vagusgruppe vermengen sich bekanntlich bei den Säugethieren centralwärts derart — war denn schon bei den Reptilien ein starkes Ineinandergreifen zu vermerken —, dass sie, wie Kölliker richtig bemerkt, von einander »in keiner Weise unterschieden werden können«. »Der Nervus vagus dringt«, wie Bechterew beschreibt, »in den seitlichen Abschnitt des verlängerten Markes ein und endigt hier mit einem Theil seiner Fasern in dem hinteren bezw. dorsalen Kern dorsolateral von dem oberen Stück des Hypoglossuskernes.

Nervennetz berichtete, führt Bethe auch nur mit einem einzigen Worte an. Und doch war ich vor gar nicht allzu langer Zeit der Einzige, der in Betracht des von mir ausführlichst studirten centralen Nervennetzes die Kontinuität im Centralnervensystem der Kontaktlehre gegenüber auf das Entschiedenste verfocht! Unter meinen zahlreichen diesbezüglichen Schriften führe ich aus einer nur jene Stelle an, wo ich noch zu allerletzt für die Kontinuität eintrat (Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXII. pag. 23—27).

Noch vor sieben Jahren, als die Kontaktlehre in vollster Blüthe stand, nannte mich ein eifriger Verfechter dieser durch die Nichtberücksichtigung phyletischer Zustände entstandenen Irrlehre »den eifrigsten und konsequentesten Vertreter« der Gerlach'schen Entdeckung (M. v. Lenhossék, Der feinere Bau des Centralnervensystems. Berlin 1893. pag. 18), und siehe da, nach sieben Jahren, nachdem die Kontinuität endlich anerkannt werden muss, werde ich ganz bei Seite geschoben. Man frägt sich da unwillkürlich, kennt Bethe (et consortes) die bezügliche Litteratur nicht oder will er sie nicht kennen?

Wenn also Bethe durchaus einen neuen Namen für das centrale Nervennetz — welche Bezeichnung einem gut bekannten peripheren, also nicht dem Centralnervensystem angehörenden Nervennetze gegenüber gerechtfertigt ist — geben wollte, so musste er vom Gerlach'schen Netze sprechen, nicht aber es zu Ehren Golgi's benennen, der lange Zeit hindurch dieses Netz geleugnet hat oder wenigstens mit Unsicherheit zwischen Kontakt und Kontinuität schwankte (C. Golgi, Untersuchungen über den feineren Bau des centralen und peripheren Nervensystems. Aus dem Italienischen übersetzt von R. Teuscher. Jena 1894. pag. 248 und 252). Es wäre ja Bethe's Verfahren, falls es erfolgreich durchdringen würde, die reinste Ironie!

In die Oblongata eintretend strebt ein großer Theil des Vagus diesem Kerne zu, jedoch dringen die in ihrem peripheren Ganglion entstehenden Fasern nicht alle in ihn hinein, sondern begeben sich zum Theil an ihm vorbei längs dem ventralen Rande des Hypoglossuskernes über die Raphe hinweg auf die andere Seite, wo sie in der Mitte des lateralen Abschnittes der Formatio reticularis wahrscheinlich den großzelligen Nucleus ambiguus erreichen.« . . . »Eben so kann der Zusammenhang des Vagus mit dem gleichseitigen Nucleus ambiguus«, meint weiter Bechterew, »als unanfechtbare Thatsache gelten« (l. c. pag. 151). Des Weiteren schließt sich eine gewisse Anzahl von Vagusfasern »dem sogenannten Fasciculus solitarius des verlängerten Markes an und verläuft mit Glossopharyngeusfasern vergesellschaftet in absteigender Richtung«. Der Fasciculus solitarius reicht vom Glossopharyngeus an bis in die obere Gegend des Halsmarkes und verschwindet dort »in der dem Centralkanal benachbarten grauen Substanz hart an einer Zellgruppe, welche den erwähnten dorsalen Kern in absteigender Richtung fortsetzt«. Ein kleiner Theil des Fasciculus solitarius reicht aber bis etwas abwärts von der Pyramidenkreuzung und endet dort in der grauen Substanz an dem medialen Abschnitt der Hinterhornbasis des Rückenmarkes. Dies wäre wohl das Essentielle, was über den Vagusursprung der höheren Säugethiere festgestellt wurde.

Bei Mus liegt, wie schon erwähnt wurde, dorsolateralwärts vom Hypoglossuskern ein linsenförmig abgeplatteter großer Kern (Fig. 38 *X.mk*), der weit lateralwärts reicht. Hier reicht das mediane Ende von diesem Kern bis unter den Canalis centralis und liegt knapp unter dem Ependym. Die beiderseitigen Kerne berühren sich aber medianwärts nicht, sondern sind von einer neurogliareichen, breiten medianen Lamelle (*m*) von einander geschieden. Dorsolateralwärts von diesem Kern liegt ihm ein anderes Kerngebiet auf (*X.dk*), und je weiter proximalwärts um so mehr überlagert auch medianwärts zu dieses Kerngebiet den unteren Kern, so, dass an der Stelle, wo nach vorn zu der Hypoglossuskern in der Rautengrube aufhört, unser Kern ganz unter das obere Kerngebiet zu liegen kommt. Hier sind beide Kerngebiete von einander gut getrennt, doch verschwindet diese Grenze immer mehr, bis schließlich die beiden Kerngebiete mit einander ein einziges Ganze bilden (Fig. 37 *β*). Wenn wir nun einen Querschnitt aus der Vagusgegend der Maus (Fig. 38) mit einem gleichen Querschnitte von Emys (II. Theil, Fig. 33) vergleichen, so ergiebt es sich, dass der linsenförmige Kern der Maus dem oberen

motorischen Vaguskern der Emys entspricht, dass medianwärts von ihm auch bei Emys der Hypoglossuskern lagert, und dass jenes dorsale Kerngebiet über dem linsenförmigen Kern der Maus dem oberen oder sensorischen Kern der Emys entspricht. Gestaltliche Veränderungen der oberen lateralen Rautengrubenwand bei den Säugethieren haben es vermocht, dass der sensorische Kern in Folge der Abplattung dieser Wände — welche ja bei Fischen und den Reptilien sehr hoch sind und dem sensorischen Kern eine dorsalwärtige Ausdehnung gestatten — sich medianwärts ausdehnen musste, wodurch er in deren proximalen Vagusgebiet medianst den oberen motorischen Vaguskern zudeckt.

Der obere motorische Vaguskern besteht aus ziemlich großen Zellen von ziemlich gleichem Umfange, doch sind die medialst gelegenen im distalen Ende des Kernes die größten. Es hat sich hier in diesem Kern also eine ähnliche Differenzirung vollzogen wie bei Emys. Aus diesem Kern ziehen zahlreiche Wurzelbündel, die sich aus Achsencylindern der Zellen zusammensetzen, lateralwärts, durchsetzen die sogenannte aufsteigende Trigeminuswand (*raV*) und gelangen dann ventralwärts in den Vagusstamm (*X*). Nie bilden aber diese Wurzelbündel einen einheitlichen Strang innerhalb der Oblongata.

Es wurde schon mitgetheilt, dass der sogenannte Nucleus ambiguus von den Autoren in Zusammenhang gebracht wird mit dem Vagusursprung. Dieser Kern ist auch bei der Maus in der bekannten Lage oberhalb, doch hier lateralwärts von dem Olivenkern (*O*) vorhanden (*mk'*). Seine Form ist eine mehr oder weniger runde. Was aber bei der Maus für die Deutung dieses Kernes von Bedeutung ist, das bezieht sich auf seinen kontinuirlichen Zusammenhang mit dem oberen motorischen Vaguskern durch einen ziemlich großzelligen Zellstrang (*mk''*). Sowohl die topographische Lage als dieser Zusammenhang mit dem oberen motorischen Kern bei der Maus gestattet es uns mit Hilfe des Vergleiches mit den Fischen und Reptilien festzustellen, dass der Nucleus ambiguus dem eingeschobenen Kerntheil aus dem mittleren Kerngebiet, dem ja auch der obere motorische Vaguskern zuzurechnen ist, angehört. Hierauf habe ich schon in meiner Vagusarbeit direkt hingewiesen (12, pag. 98). Ein solcher Einschub findet bei den Fischen und Reptilien nur bis in das Acusticus-Facialisgebiet statt, nicht aber in das Vagusgebiet und ist als eine Folge der Verkürzung der Oblongata zu betrachten; da nun diese Verkürzung bei den Säugethieren eine bedeutendere ist, so möge es gekommen sein, dass bei ihnen

auch das Vagusgebiet mit beeinflusst wurde. Wurzelfasern in dem Vagusstamm aus dem eingeschobenen Vaguskern oder dem Nucleus ambiguus konnte ich nur bei Mäuse-Embryonen vermittels der Golgi'schen Methode feststellen; sie zogen direkt aus den ansehnlichen Zellen dorsalwärts und bogen dann mit den Wurzelbündeln aus dem oberen motorischen Kern unter der dorsolateralen Längsbahn nach lateralwärts, um so in den Vagusstamm zu gelangen. Es waren dies ganz ähnliche Bilder wie es die Fig. 128 Bechterew's (l. c.) für einen menschlichen Embryo darstellt. Solche Präparate zeigen aber auch, dass motorische Wurzelfasern für den Vagus auch aus dem unteren motorischen Gebiet, das ja eine Fortsetzung der Ventralhörner des Rückenmarks ist, sich sammeln. Es sind das Fasern entweder aus derselben Seitenhälfte aus Ganglienzellen, die ventralwärts vom Hypoglossuskern gelegen sind oder aus gleichen der anderen Hälfte der Oblongata. Im letzteren Falle durchsetzen sie in bekannter Weise die Raphe.

Sonst würde, was das feinere Verhalten betrifft, Alles Gültigkeit haben auch für die Maus, was bei den Fischen im I. Theile mitgetheilt wurde. Meine Untersuchungen vermittels der Golgi'schen Methode wurden nur an Mäuse-Embryonen ausgeführt.

Was nun die Längsausdehnung des oberen motorischen Vaguskernes betrifft, so liegt er zum größten Theile außerhalb der Rautengrube (Figg. 3—7 *N.mk*) und reicht mit seinem hinteren Ende bis zu der Stelle, wo die dorsalsten Pyramidenbündel (*pyb'''*) im dorsalen Marktheile ihr Ende finden, und es würde somit sein hinteres Ende zusammenfallen mit der Querebene, in die auch das caudale Ende des Olivenkernes fällt. Nach rostralwärts zu würde aber das vorderste Ende der Olive den oberen motorischen Vaguskern um etwas überragen (Fig. 5 *O*).

Das sensorische Oblongatagebiet erhält sich, wie weiter oben schon erwähnt wurde, nur in der Vagusgegend in einer Weise, welche an die Verhältnisse bei Fischen und Reptilien erinnert. Hier liegt es als dorsaler oder sensorischer Vaguskern, wie schon erwähnt wurde, dem oberen motorischen Vaguskerne auf (Figg. 5, 38 *dk*). Lateralwärts an der Stelle, wo die sensorische Nervenwurzel aus ihm heraustritt, erhebt er sich hügelförmig, und unter diesem Hügel befindet sich eine Ganglienzellanhäufung (*dk'*). In diesen Hügel tritt, aus dem Rückenmarke kommend, ein breites Längsbündel (Figg. 5—9 *rd*) ein und zersplittert sich dort pinselförmig. Doch nur ein Theil dieses Bündels, der mediale, verbleibt im sensorischen

Vaguskern, der übrige Theil durchsetzt ihn nur und gelangt in weiter frontal vom Vagusgebiet gelegene Gegenden (Fig. 14 *rd*). Dieses Bündel lässt sich wohl selten so gut bis weit in die Dorsalstränge des Halsmarkes verfolgen, wie bei der Maus; es ist unsere dorso-laterale Längsbahn oder der Funiculus solitarius der Autoren. Es soll weiter unten auf dieselbe ausführlicher eingegangen werden, hier nur so viel über diese Längsbahn, dass sie sich im Speciellen genau so verhält, wie dies für Salmo im I. Theil ausführlichst dargelegt wurde. Sie führt unter Anderem auch viele absteigende Wurzelfasern aus dem Vagus, die Zellfortsätze von den Spinalganglien des Vagus sind. Auf dem Querschnitte ist die dorsolaterale Längsbahn bei Mus als kompaktes Bündel nicht erkenntlich, sondern die feinen markhaltigen Fasern liegen etwas diffus im ventrolateralen Gebiete des dorsalen Vaguskernes (Fig. 38).

Aus dem sensorischen Vaguskern sammelt sich eine größere Zahl von Wurzelfasern, die dann, lateralwärts ziehend (Fig. 38 *a*), mit der motorischen Vaguswurzel zu einem Stamme (*X*) sich vereinigen. Von der Raphe her zieht eine ansehnliche Querfaserung (*ivds*) hinauf bis in den sensorischen Kern. Diese Querfaserung ist in dem Sinne aufzufassen, wie dies für die Forelle ausführlichst von mir dargelegt wurde (12).

Von Wichtigkeit bei der Beurtheilung des Vagusursprunges ist, dass ganz ähnlich wie bei Fischen und den Reptilien der Vagus der Säugethiere seine drei Ursprungsbezirke, den sensorischen, oberen und unteren motorischen Bezirk, gut erkennen lässt, nur wäre zu bemerken, dass der obere motorische Kern den beiden anderen gegenüber hier überwiegt.

Bei Reptilien, hauptsächlich aber bei den Fischen, habe ich in den beiden ersteren Theilen dieser Studien gezeigt, dass die Vagusgruppe, gleich allen metameren Hirnnerven, auch Fasern aus dem Kleinhirn bezieht, beziehungsweise Verbindungsfasern aus Vaguskernen in das Kleinhirn ziehen. Dies erfolgt durch den caudalen Bindearm (Fig. 9 *y'''*) der Säugethiere.

Was den Ursprung des Acusticus der Säugethiere betrifft, so besteht er bekanntlich aus zwei Wurzelportionen, dem »lateralen oder hinteren« Ramus cochlearis[1] und dem »medialen oder vorderen« Ramus vestibularis[2]. Beide Theile treten als einheitlicher Strang in

[1] Nervus cochleae (Duval, Forel). [2] Nervus vestibuli.

die Oblongata und weichen erst dort aus einander. Ein Theil des Ramus cochlearis »endigt in dem sogenannten Nucleus anterior MEYNERT (Nucl. lateralis s. Nucl. accessorius) und in dem Tuberculum acusticum mit pinsel- oder baumförmigen Verästelungen in der Umgebung der dort vorhandenen Nervenzellen. Ein anderer Theil geht direkt in Fasern des Corpus trapezoides über, um entweder mit den beiderseitigen Oberoliven sowie mit dem hinteren Vierhügel in Verbindung zu treten, oder geradenwegs in die kontralaterale Schleife überzugehen« (1, pag. 162). Der Ramus vestibularis »entspringt im Gebiete der Ampullen aus Zellen, deren peripherische Fortsätze in das Epithel der Macula und Crista acustica eindringen, und tritt in der Medulla oblongata mit folgenden Kernen in Verbindung: einmal mit dem großzelligen oder DEITERS'schen Kern, zweitens mit dem . . . aus kleineren Nervenzellen bestehenden Nucleus nervi vestibularis am lateralen Winkel des Bodens der Rautengrube, und drittens höchstwahrscheinlich mit dem sogenannten medialen Kern« (l. c. pag. 169—170). Sowohl der DEITERS'sche als auch der Nucleus vestibularis sollen in Zusammenhang mit den centralen Kernen des Kleinhirns stehen.

Der Nucleus lateralis ist ein ansehnlicher Kern, liegt Anfangs außerhalb der eigentlichen Hirnsubstanz lateralwärts vom Ramus cochleae, beim Menschen schiebt er sich aber weiter frontalwärts, also mit seinem rostralen Abschnitt zwischen den Ramus cochleae und R. vestibularis ein. Charakteristisch für den lateralen Kern ist der Umstand, dass seine großen Zellen kernhaltige Scheiden besitzen wie die Spinalganglienzellen, wofür KÖLLIKER keine Erklärung weiß. Die große Übereinstimmung mit Spinalganglienzellen hat schon MEYNERT verzeichnet, und ONUFROWITSCH[1] hält den Nucleus lateralis für vollständig analog mit Spinalganglien. Der dorsale Theil des Kernes bildet das sogenannte Tuberculum acusticum. Der Hauptkern des Acusticus, der synonym mit dem »medialen Kern« ist, liegt am Boden der Rautengrube unter dem Ependym und beginnt an der lateralen Seite des sensiblen Vago-Glossopharyngeuskernes. Der großzellige oder DEITERS'sche Kern liegt anfänglich ganz lateralwärts am Boden der Rautengrube. Wo die Pedunculi cerebelli ins Kleinhirn eintreten, rückt der Kern dorsalwärts.

Ich übergehe hier die verschiedenen Verbindungen der Acusticuskerne mit anderen Hirntheilen, die auf Schemata vielfach zur Dar-

[1] Citirt nach BECHTEREW (l. c. pag. 163).

stellung gelangten, zum guten Theil aber auf bloßen Annahmen beruhen und eingedenk der Aufgabe, die Verhältnisse bei Säugethieren mit jenen der Reptilien in Einklang zu bringen, möchte ich die Verhältnisse des Acusticus in der Medulla oblongata der Maus schildern.

In der ventralen Acusticusgegend haben sich die Verhältnisse im Vergleich zu jenen der Vagusgegend wesentlich geändert. Am Boden der Rautengrube befindet sich jetzt eine vollumschrieben gangliöse Masse (Fig. 37 *β*), welche, wie bereits mitgetheilt wurde, durch eine Vereinigung des mittleren Kerngebietes und einem Theile vom oberen Kerngebiete entstanden ist. Es wäre dies somit ein sekundär entstandenes gemischtes Gebiet, das in einer zum Theil von feinsten markhaltigen Fasern gebildeten Zwischensubstanz eingestreute kleine Ganglienzellen enthält. Lateralwärts und ventralwärts wird dieses Gebiet durch markhaltige Fasersysteme umrahmt. Seitlich von dieser lateralen Umrahmung befindet sich ein Gebiet (*n.mz*), das dorsalwärts fast an das Kleinhirn stößt, lateralwärts vom lateralen Acusticusganglion (*gl.VIII*) und ventralwärts von dem Ramus descendens trigemini (*ra.V*) begrenzt wird. Dieses Gebiet entspricht dem äußeren Theil des oberen oder sensorischen Kerngebietes der Fische, während der innere Theil, wie wir oben sahen, hier mit dem oberen motorischen oder dem mittleren Kerngebiet sich vereinigt. Lateralwärts in demselben zieht die dorsolaterale Längsbahn oder der Funiculus solitarius der Autoren (*rd*) frontalwärts und ist hier ein wohlumgrenztes feinfaseriges Bündel. Außer den zahlreichen markhaltigen Faserbündeln, welche den äußeren Theil des sensorischen Kernes, besonders aber dessen dorsalen, an das Kleinhirn grenzenden Abschnitt nach allen Richtungen durchsetzen, sind es auffallend große Ganglienzellen, welche hier den dorsalen Kern kennzeichnen. Diese großen multipolaren Zellen liegen hier nicht etwa in solitären Gruppen, sondern sind in dem Kerntheil durchaus gleichmäßig zerstreut. Nach frontalwärts zu aber sammeln sich diese Zellen in einen Haufen, welcher nun (Fig. 36 *n.mz*) lateralwärts von dem vereinigten inneren Theil des sensorischen Kerngebietes mit dem mittleren Kerngebiet (*β*) gelegen ist, doch nie bis zum Ependym reicht, sondern von diesem durch markhaltige Längsfasern getrennt ist. Dorsolateral von dieser Zellengruppe liegt der sogenannte Pedunculus cerebelli (*y*). Auf diese Weise kommt also bei der Maus der Nucleus magnocellularis acustici oder Deiters'sche Kern zu Stande, denn um diesen handelt es sich ja. Von einiger Wichtig-

keit ist es somit, dass, während in der caudalen Acusticusgegend der N. magnocellularis noch nicht koncentrirt ist und somit noch an die Verhältnisse der Reptilien erinnert (s. II. Theil), frontalwärts die Koncentration sich vollzogen hat, wie das bei den Primaten u. A. für den ganzen Kern der Fall ist. Wichtig ist es ferner, dass frontalwärts dieser Acusticuskern bei der Maus ohne jede Unterbrechung in den Nucleus magnocellularis des Trigeminus übergeht, wodurch aber noch jene bei Fischen und Reptilien (s. I., II. Theil) erkenntlichen Verhältnisse gut gewahrt werden. Der übrige Theil des äußeren Abschnittes vom sensorischen Kerngebiet der Oblongata besitzt hier nur kleine, durchaus zerstreut liegende Ganglienzellen.

Als dorsaler oder Hauptkern des Acusticus wird der vereinigte innere Theil des sensorischen Oblongatagebietes mit dem mittleren Kerngebiet (Fig. 37 *β*) beim Menschen und vielen anderen Säugern bezeichnet.

Der Nucleus lateralis der Maus ist nicht nur durch seine ganz periphere Lage, sondern auch durch seinen Bau höchst charakteristisch. Er liegt ventral vom Flocculus (*flc*) ganz peripherwärts der Acusticuswurzel auf (Fig. 36 *gl.VIII*) und erstreckt sich als wulstförmige Erhabenheit von der hintersten Acusticusgegend bis in die caudalste Gegend des Trigeminus (Fig. 35 *gl.VIII*). Eine sich mit Karmin sehr intensiv tingirende, aus kleinsten Zellelementen gebildete Körnerschicht überzieht die Oberfläche dieses Kernes. In der hinteren Acusticusgegend liegt diese Körnerschicht in so fern nicht ganz peripherwärts, als zwischen ihr und der Peripherie eine sogenannte Molekularlage sich befindet (Fig. 37). In der frontalen Acusticusgegend liegt die Körnerschicht aber ganz peripherwärts und setzt sich dann in die Körnerschicht des Flocculus kontinuirlich fort (Fig. 36), von der oder der Körnerschicht des Kleinhirns er sich durch nichts unterscheidet. Das Innere des Nucleus lateralis wird von sehr großen Ganglienzellen gebildet, die aber nicht fest an einander lagern und bekanntlich einzeln durch eine kernreiche Hülle umgeben sind. Man erkennt viele scheinbar unipolare oder bipolare Elemente unter ihnen. Im letzteren Falle wird der periphere Fortsatz zu einer Wurzelfaser des Ramus cochleae (*VIII*) und der andere Fortsatz begiebt sich centralwärts. Dies wurde an Mäuse-Embryonen mit der Golgi'schen Methode festgestellt. Auch ist es wichtig, dass dieser Kern bei der Maus völlig außerhalb der Oblongata liegt. Von ihm gelangen Ganglienzellen, wie dies schon beobachtet wurde, auch in den Stamm des Ramus cochleae (Fig. 36).

Wenn wir uns um ein Homologon für den Nucleus lateralis der Säugethiere bei Reptilien und Fischen umsehen, so kommen wir bald darauf, dass sich dafür kein Homologon findet. Dieser gewichtige Umstand, sowie das Vorhandensein einer kernigen Hülle um die Zellen des Kernes, das Verhalten ihrer Fortsätze und die periphere Lage des Kernes berechtigt völlig zu der Annahme, dass dieser Kern ein sekundär sich der Medulla angeschlossener Theil aus dem peripheren Nervensysteme sei. Es könnte nur ein Theil des spinalen Acusticusganglions gewesen sein, der, einen Theil aus sich abscheidend, dem centralen Nervensystem sich anfügte. Die Ontogenie, sowie die Verhältnisse bei Monotremen würden möglicherweise Aufschluss darüber ertheilen. Ähnlich hat diesen Kern, wie wir es weiter oben sahen, auch Onufrowitsch aufgefasst.

Schon wegen der Betheiligung der Körnerschicht des Kleinhirns auf dem lateralen Acusticuskern muss aber angenommen werden, dass durch die feste Verwachsung des peripheren Zuschusses auch ein Übergreifen centraler Theile auf diesen Kern, wie die Körnerschicht ist, stattgefunden hat.

Nach dem Besprechen der einzelnen Kerne des Acusticus wollen wir seinen Ursprung erörtern. Eine äußere Abgliederung in einen Ramus cochleae und Ramus vestibularis (Fig. 36 *VIII*, *VIII'*) ist zwar auch bei der Maus vorhanden, doch ist die Scheidung dieser beiden Rami centralwärts noch nicht so gut durchgeführt wie bei dem Menschen. Man kann im Allgemeinen bei der Maus drei Wurzelportionen für den Acusticus unterscheiden. Ein guter Theil der gesammten Acusticuswurzelfasern entspringen aus dem lateralen Kerne, und diese gelangen gerade wie bei dem Menschen in den Ramus cochleae. Die Ursprungswurzel aus dem Nucleus magnocellularis wendet sich oberhalb der spinalen oder absteigenden Trigeminuswurzel (*ra. V*) nach außen, und nachdem sie die peripherwärts nach ventral ziehenden Kleinhirnbahnen durchkreuzt (Fig. 36 *rv*), gelangt sie zuerst in den gemeinsamen Acusticusstamm und von hier in den Ramus vestibularis. Eine dritte recht kräftige Wurzel des Acusticus gelangt aus dem Nucleus dentatus des Kleinhirns (Fig. 37 *E'*) in den Acusticus. Es sind das nicht nur Fasern aus dem gleichseitigen Kern, sondern auch solche aus dem anderseitigen, welch letztere dann durch die Cerebellarkommissur (Fig. 37 *C*) hindurch in den Acusticus gelangen.

Es ist dies aber nur ein Theil der Wurzelfasern für diese Wurzel des Acusticus. Ein großer Theil entspringt aus dem Tuberculum

acusticum (Figg. 34, 35 *ta*), das seine Lage oberhalb des Pedunculus cerebelli hat. Das auf diese Weise entstandene kräftige Bündel (Figg. 35, 36 *r.ta*) gelangt, wie es die Abbildung deutlich zeigt, direkt in den Acusticusstamm, und es scheint, dass sowohl der Ramus cochlearis als auch der Ramus vestibularis von diesem Wurzeln erhält.

Dieser Wurzeltheil ist es, von welchem Kölliker bei neugeborenen Katzen vermittels der Golgi'schen Methode beobachtet hat (19, pag. 255), dass er hart um den Pedunculus cerebelli herum dorsalwärts verläuft und während dessen feine Collaterale in das Tuberculum acusticum entsendet, aber manche von seinen Fasern auch dort enden lässt. Eine bestimmte Ansicht über diese Fasern vertritt Kölliker nicht.

Für den Acusticus werden vielfach Systeme zweiter Ordnung angenommen und diese sind in die Schemata besonders von Held und Bechterew eingetragen und ist der Acusticus auch mit dem sogenannten Corpus trapezoides und der kleinen oder oberen Olive in Verbindung gebracht worden. Das Corpus trapezoides ist ein System von Querfasern, in welches der Ramus vestibularis, die Nervi facialis und abducens sich kreuzen sollen. An der ventromedialen Seite der Olive, zwischen den Fasern des Corpus trapezoides liegt der gleichnamige Nucleus. Ganz sicher soll nach Kölliker's Aussage die größte Mehrzahl der Trapezfasern aus dem Ganglion laterale acustici herrühren, »und lassen sich dieselben bei Katze und Kaninchen von der medialen Seite her mit Leichtigkeit in das Ganglion hinein verfolgen«. Das weitere Verhalten dieser Kreuzungsfasern scheint mir auf Annahme zu beruhen, so wird u. A. auch angenommen, dass diese Fasern auf der anderen Seitenhälfte in das Ganglion laterale eindringen, um sich dort zu verästeln. Es würde sich hier also um Verbindungen zwischen Acusticuskernen der beiden Seitenhälften handeln, um gewiss wichtige Verhältnisse. Leider beschränken sich aber sämmtliche hierauf bezügliche Angaben auf Annahmen und nicht auf direkte Beobachtungen. Bei den Fischen vermochte ich (s. I. Theil) nie zu beobachten, dass Netzfortsätze von Ganglienzellen des Acusticuskerngebietes der einen Seitenhälfte nach erfolgter Kreuzung in dem der anderen Seitenhälfte sich aufgelöst hätten, vielmehr erfolgten die Verbindungen der beiderseitigen Acusticusseitenhälften immer auf Umwegen. Bezüglich dieser Frage bedarf es somit noch eingehender Untersuchungen.

Da bei der Maus ein Trapezgebiet sich in jener koncentrirten

Form wie bei den Primaten nicht vorfindet, so ist es insbesondere jene Querfaserung, die ich als ventrodorsale genannt hatte, welche durch die Raphe hindurch (Figg. 35, 36 *ivds*) die Verbindung zwischen den beiderseitigen Acusticusgebieten auf eine mir unbekannte Weise vermittelt. Außerdem giebt es aber auch noch eine gute Zahl unter den sogenannten Fibrae arcuatae von mehr ventralwärtiger Lagerung, die eine gleiche Verbindung besorgen, nur sind sie nie in Gruppen koncentrirt, wie dies bei Emys gut zu beobachten ist (II. Theil, Fig. 32 *av.ds*).

Im Vergleich zu Emys ist bezüglich der Differenzirung der einzelnen Kerngebiete des Acusticus bei der Maus ein großer Fortschritt erreicht worden, und diese Verhältnisse der Säugethiere lassen sich mit den gleichen der Reptilien ohne Vermittelung nicht mehr vergleichen und ich nehme auch Abstand davon, die einzelnen Acusticuskerne vom Reptil mit jenem der Säuger direkt zu vergleichen. Der Nucleus magnocellularis ist jedenfalls ein sehr alter Kern, der sich bis zu den Fischen verfolgen lässt, und der laterale Acusticuskern ein Ursprungsgebiet, das erst bei den Säugethieren in das centrale Nervensystem einbezogen wurde. Die übrigen Kerne bedürfen aber einer weiteren Bearbeitung und wir können heute bloß sagen, dass sie sich aus dem sensorischen Oblongatagebiete herausdifferenzirt haben und entsprechend der hohen Ausbildung des Gehörorgans der Reptilien schon bei diesen vorgebildet sind.

Von unserem vergleichenden Standpunkte aus von geringerer Bedeutung, mögen die übrigen Verhältnisse des Acusticus im Centralnervensysteme unberücksichtigt bleiben und auf den Ursprung des Facialis übergangen werden. Dem Facialis werden zwei Kerne zugeschrieben, von denen der eine im sogenannten Knie, also medianwärts in der Rautengrube liegt und das Ganglion geniculi heißt, der andere aber im ventralen Theil der sogenannten Formatio reticularis, medianwärts von der aufsteigenden Trigeminuswurzel, gelegen ist. Der dorsale Kern soll der sensorische, der ventrale der motorische sein. Bechterew tritt ganz entschieden für eine Kreuzung eines Theiles der Facialiswurzel ein, und nach Edinger sollen aus der aufsteigenden Trigeminuswurzel beim Austritt des Facialis sich diesem Fasern beigesellen. Ferner hat Kölliker beobachtet, dass Collaterale der Seitenstrangreste an die Facialiswurzel treten.

Bei der Maus unterscheiden wir einen dorsalen und einen lateralen oder eingeschobenen Facialiskern. Der dorsale Kern

wäre wohl identisch mit P. Martin's sensorischem Kern oder dem Nucleus geniculi, während der laterale Kern der wohlbekannte großzellige Facialiskern ist. Der dorsale Kern (Figg. 34—36 *VII.k*) hat eine etwas walzenförmig längliche Gestalt und liegt als wohlumschriebener runder Zellhaufen in jener medianen Zellgruppe, die wir in der caudalen Acusticusgegend als aus dem mittleren und oberen oder sensorischen Kerngebiet hervorgegangen kennen lernten (Fig. 37 *β*). Der dorsale Facialiskern beginnt caudalwärts etwa in der mittleren Acusticusgegend und reicht weit in die Trigeminusgegend. Er wird von größeren Zellen gebildet wie seine nächste Umgebung, auch färbt sich das Zwischengewebe viel intensiver mit Karmin wie jene der angrenzenden Ganglienmasse. Durchzogen wird der Kern von einer zwar feinen, doch zumeist markhaltigen Fasermasse, und es treten aus derselben auch feine Verbindungsfäden aus dem einen in den anderen Kern, wodurch zwischen den nahe bei einander liegenden Kernen beider Seiten eine Kommunikation hergestellt wird (Figg. 35, 36). Es hängt aber der dorsale Facialiskern caudalwärts mit dem mittleren Vaguskern (Fig. 38 *X.mk*), außer durch Fasermassen, nicht kontinuirlich zusammen, sondern ist von diesem zu Beginn der Acusticusgegend (Fig. 37) getrennt, und erfolgt eine solche Verwachsung bei den Primaten und anderen höheren Säugern, so ist diese als etwas Sekundäres zu betrachten. Durch feine markhaltige Fasermassen wird aber eine Verbindung des dorsalen Facialiskernes allerdings mit caudalen und rostralwärtigen Gegenden hergestellt. Es ist dies ein Längsfasersystem, das wohl aus dem von mir im zweiten Theil bei den Reptilien als subependymales Fasersystem bezeichneten hervorgegangen sein wird. Es zieht ein Längsfaserbündel noch aus dem mittleren Vaguskern (Fig. 5 *vs'*) proximal, durchsetzt den vereinigten Kern vor diesem Kern und gelangt dann (Fig. 7 *vs'*) in das Gebiet des dorsalen Facialiskernes, um dann auch aus diesem Kern und seiner nächsten Umgebung Fasern aufzunehmen, beziehungsweise solche dorthin abzugeben. Auch aus dem ganzen Trigeminus- und Oculomotoriusgebiet treten fortwährend Verstärkungen an das Längsbündel heran, und in dieser Gegend liegt es dorsomedianwärts gerade an der Stelle, wo früher der dorsale Facialiskern gelegen hatte. Unter dem Vierhügel angelangt (Figg. 5, 6), löst sich dieses Längsbündel in der ventralen Hälfte des hinteren Vierhügels auf, wobei es sehr schwer fällt zu entscheiden, ob mit Fasern aus dem hinteren Vierhügel nicht auch einzelne Fasern dieses Längsbündels medianwärts in das Vereinigungs-

gebiet des Zwischenhirns gelangen (Fig. 4). Jedenfalls zieht ein einzelnes Bündelchen aus dem dorsalen Facialiskern (Fig. 5) nach vorn und dann ventralwärts, um dann in der Kreuzung des vorderen Bindearmes (*y'*) sich der weiteren Beobachtung zu entziehen. Es ist dies dasselbe Längsfasersystem, welches bereits vor neun Jahren durch Schütz (24) unter dem Namen »dorsales Längsbündel des centralen Höhlengraues« beim Menschen beschrieben wurde. Es zieht durch das ganze sogenannte Höhlengrau an gleicher Stelle wie bei der Maus und soll nach Schütz nicht bloß mit den Kernen aller metameren Nerven, sondern auch mit dem Vierhügel, dem Ganglion habenulae, mit Thalamuskernen, Linsenkernschlinge, Luys'schem Körper und dem Ganglion opticum basale in Verbindung stehen, ja sogar Fasern von ihm in der Commissura posterior zur Kreuzung gelangen.

Die aus dem jederseitigen dorsalen Facialiskern entsprungene Facialiswurzel zieht etwas frontalwärts und biegt dann plötzlich nach caudalwärts knieförmig um (Fig. 36 *VII'*), noch bevor der Kern frontalwärts geendet hätte. Diese Wurzel besteht aus feinsten markhaltigen Einzelfasern mit sehr charakteristischem Aussehen. Sie zieht dann nach lateroventralwärts und zerfällt in ein laterales dünneres und mediales dickeres Bündel, die sich aber vor dem Abgange aus der Oblongata wieder zu einem gemeinsamen Bündel vereinigen (Fig. 36). Das dünnere äußere Bündel stammt ausschließlich aus dem dorsalen Kern, das innere jedoch nur zum Theil. Ein gut Theil gelangt als gekreuzte und ungekreuzte Fasern aus dem Unterhorngebiet (*Uh*) in die Facialiswurzel. Auch gelangen ventralwärts aus der sogenannten Spinalwurzel des Trigeminus (*ra.V*) einzelne Fasern in den Facialisstamm, wie dies schon Edinger für andere Säuger richtig angegeben hat, und wie all diese Wurzelfaserarten ganz gut in Einklang zu bringen sind mit denen, die im ersten und zweiten Theil dieser Studien ermittelt werden konnten.

Der laterale Facialiskern (Figg. 34, 35 *VII.mk*) liegt bei der Maus viel höher wie bei vielen jüngeren Säugethierformen, medianwärts von der aufsteigenden Trigeminuswurzel und deren anliegendem Ganglion. Er besteht aus großen Ganglienzellen, die ziemlich aus einander liegen und je einen Achsencylinder in die Facialiswurzel entsenden, welche Wurzelfasern lateralwärts der beschriebenen Wurzel sich anschmiegen.

Wenn wir nun die beschriebenen Verhältnisse mit jenen der Fische und Reptilien vergleichen, so gelangen wir zu folgendem

Resultate. Bei den Fischen haben wir gesehen, dass der Acusticus bezüglich seines Ursprunges den äußeren Theil des sensorischen Oblongatagebietes in Anspruch nimmt und dass der Facialis nie aus diesem Gebiet, sondern aus dem inneren Theil des sensorischen Oblongatagebietes, dem mittleren Kerngebiet oder oberen motorischen Gebiet, und dem unteren motorischen Gebiet entspringt. Mit anderen Worten, dass diese beiden Nerven sich zu einander verhalten, wie ergänzende Theile eines und desselben metameren Nerven zu einander. Ganz dasselbe Verhalten zeigten die beiden Nerven zu einander bei den Reptilien, woran eine höhere Differenzirung im Gebiete des Acusticus, bedingt durch eine höhere Ausbildung des Gehörorgans, nichts zu ändern vermochte. Und dasselbe Verhalten finden wir nun bei den Säugethieren. Eine vorgeschrittene Differenzirung im Gebiete des Gehörorgans erweist sich einflussreich in der Gestaltung des Ursprungsgebietes im Centralnervensystem, und neben höherer Gliederung lässt sich auch ein Einbezogenwerden sonst peripherer Theile nachweisen. Jener Theil des sensorischen Oblongatagebietes, welcher dem Acusticus zum Ursprunge dient, schließt wie bisher einen Facialisursprung völlig aus, und dieser Nerv beschränkt sich bezüglich seines sensorisch-centralen Ursprunges auf den inneren Theil des sensorischen Oblongatagebietes, welches von diesem sich abgetrennt und dem oberen motorischen Gebiete angeschlossen hat.

Es ist somit der dorsale Facialiskern ein zum Theil sensorischer Kern, wie ja das auch bisher angenommen wurde, und enthält außerdem einen Rest aus dem oberen motorischen Kerngebiet. Ein Theil dieses Kerngebietes ist aber, wofür die Vorstufen bei Fischen und Reptilien sich noch finden, eingeschoben worden und ist nun der laterale Kern. Sonst bezieht der Facialis, wie es voraus zu erwarten war, auch Ursprungsfasern aus dem ventralen motorischen Gebiet und ist bezüglich der feineren Verhältnisse auf die Zustände bei den Fischen zu verweisen (I. Theil).

Bekanntlich wird allgemein angenommen, dass der Trigeminus beim Menschen von drei Wurzeln gebildet wird. Die Radix ascendens oder KÖLLIKER's spinale auch sensible Wurzel gelangt aus dem Halsmarke frontalwärts und ergänzt sich fortwährend aus dem dieser Wurzel anliegenden Kern, der sogenannten Substantia gelatinosa, welche mit dem gleichnamigen Kern des dorsalen Rückenmarkes kontinuirlich zusammenhängt. Die motorische Wurzelportion ist geringer

als die sensible und zerfällt in zwei Theile: in die eigentliche motorische Wurzel s. str. und in die Radix descendens. Erstere »entspringt in einem besonderen Kerne, dem motorischen Quintuskern, welcher, in der Längsrichtung durch einen kleinen Zwischenraum vom Facialis- und Abducenskerne getrennt, an der medialen Seite des cerebralen Endes der sensiblen Wurzel seine Lage hat und« wie KÖLLIKER weiter hinzufügt »gewissermaßen die Fortsetzung des Facialiskernes bildet« (19, pag. 284). Diese Wurzel besitzt auch Kreuzungsfasern.

»In der Gegend des vorderen Winkels der Rautengrube und des hinteren Vierhügels finden sich in der Seitenwand des Ventrikels an dem äußeren Rande der centralen grauen Substanz bläschenförmige Zellen, welche der sogenannten absteigenden Wurzel des Nervus trigeminus zum Ursprunge dienen (1, pag. 188).« Nach KÖLLIKER jedoch rührt diese Wurzel nicht ausschließlich aus jener Zellgruppe her, sondern es ist die Wurzel noch weit frontalwärts hin verfolgbar bis in die Gegend des Oculomotoriuskernes, die Trochleariswurzel von lateralwärts halbmondförmig umgreifend. Sie wird immer von einer gewissen Zahl jener »bläschenförmigen« Zellen begleitet, von denen sie Wurzelfasern bezieht und die mit ihr eine laterale Lage einnehmend bis in den »cerebralen Vierhügel« hineinreichen. KÖLLIKER ist der Meinung, dass die Radix descendens sensibler Natur sei (l. c. pag. 289). Erwähnen möchte ich noch, dass nach KÖLLIKER's Mittheilung (l. c. pag. 291) GOLGI der Meinung ist, dass jene »bläschenförmigen Zellen«, ob alle oder nur jene unterbrochene Zellreihe im Bereiche der Vierhügel wird nicht angegeben, dem Trochlearis angehören.

Von der Radix ascendens giebt KÖLLIKER eine sehr ausführliche Schilderung. Zuerst tritt diese Wurzel etwa in der Gegend auf, wo die ersten Spuren der Kerne des Fasciculus gracilis und cuneatus erscheinen, also proximal vom ersten spinalen Nerven. »Die frühere Substantia gelatinosa und das Caput cornus posterioris sind hier ganz zur Seite gerückt in die Gegend des sogenannten Fasciculus lateralis und erscheinen nun als Anfang des Endkernes der sensiblen Quintuswurzel, welche im Beginne nur einen ganz schmalen, oberflächlichen Saum derselben darstellt.« Je weiter proximalwärts, wird dann dieser Saum von Längsfasern um so breiter. Entlang ihres ganzen Verlaufes liegt dieser Wurzel ihr Kern medianwärts an und ist derselbe »die unmittelbare Fortsetzung der Substantia gelatinosa und das Caput cornus posterioris des Rückenmarkes«. Dieser Kern

führt eingestreute Ganglienzellen und es lösen sich in ihm zahlreiche Collaterale der Radix ascendens um die Zellen herum auf, und giebt es unter ihnen auch solche Längsfasern, die sich in dem Kern ganz auflösen. Manche dieser Collateralen sollen jedoch nicht in dem Kern enden, sondern zu den motorischen Ursprungskernen des Hypoglossus, Facialis und des Trigeminus gelangen, um sich dort um die betreffenden Zellen herum zu verästeln. Auch hat KÖLLIKER aus dem Kern der Radix ascendens Fasern »entspringen« sehen, welche die Raphe überschreitend auf der andern Seite sich zu Längsfasern umbogen und proximalwärts zogen, während ihres Verlaufes Collaterale abgebend.

Was nun die Radix ascendens trigemini der Maus betrifft, die ich nach eigenen Beobachtungen schildere, so beginnt diese Wurzel distalwärts wie folgt. Beim Abgang der dorsalen Wurzel des ersten Spinalnerven (Fig. 41 *I.spn*), wo von der Pyramidenkreuzung nichts mehr vorhanden ist (Fig. 5), liegt die sogenannte gelatinöse Substanz mit reichlich eingestreuten Ganglienzellen ganz peripherwärts (Fig. 41 *n*) und nur einzelne Wurzelfasern der dorsalen Wurzel des ersten Spinalnerven sind es, die ihr in spärlicher Zahl peripherwärts noch aufliegen. Solche Fasern treten auch von medianwärts in dieselbe ein. Lateral- und Ventralstrang (*ill'*, *fp*) bilden ein durchaus geschlossenes Längsfasersystem, doch reichen die Lateralstränge dorsalwärts nicht bis zur sogenannten Substantia gelatinosa heran, sondern sind von dieser durch eine feinfaserige Längsbündelschicht getrennt (*f*), welche medianwärts hart an die caudalsten Fasern der dorsalwärts gelangten Pyramidenbahn (blau) angrenzt. Beide zusammen umgeben dann ventrolateralwärts die sog. gelatinöse Substanz. Gleich bemerken möchte ich, dass jene Zwischenschnitte, welche der Lateralstrang des Rückenmarkes von der sog. gelatinösen Substanz trennt, der erste Beginn der Radix ascendentis trigemini ist.

Einige Schnitte weiter frontalwärts ist die ventrale Wurzel des ersten Spinalnerven getroffen (Fig. 40 *I.spn'*). Hier hat sich bereits die sog. gelatinöse Substanz zu einem ansehnlichen Nucleus r. ascendentis trigemini (*nra*) entwickelt, und wird dieselbe von einer Faserschicht umhüllt, welche bereits vielfach Wurzelfasern aus dem Kern aufnimmt und schon den R. ascendens in seinem ersten Beginne darstellt. Noch etwas weiter frontalwärts, an der Stelle der caudalsten Vagusgegend, wo eben der Hypoglossuskern (Fig. 39 *XII.k*) zum ersten Male auftritt, hat sich die aufsteigende Trigeminuswurzel schon als Längsfaserschicht gruppirt (*ra.V*) und erhält wie vorher viele Fasern,

die büschelförmig gruppirt sind, aus dem Kern (*nra*). Auch sonst haben sich hier die Verhältnisse wesentlich geändert. Der Kern des aufsteigenden Trigeminusastes sammt seinem Faserüberzug bildet hier fast den ganzen lateralen Theil der Oblongata und lässt nur ventrolateralwärts eine ganz kleine Stelle frei, welche von den absteigenden Kleinhirnfasern (*y'*) eingenommen wird. Dann sieht man zwischen der grauen Substanz und dem Kern der aufsteigenden Trigeminuswurzel eine dicke Lage von Längsfasern, welche sehr charakteristisch ihre Bündel in einzelne kleine Bündel gruppirt hat (*ill'*). Diese Faserlage ist, wie caudale Schnitte zeigen (Fig. 40), nichts Anderes als die Lateralbahn der Oblongata, welche sich aus dem ventralen Seitenstrange des Rückenmarkes in erstere direkt fortsetzt (*ill*). In der mittleren Vagusgegend (Fig. 38) bildet die aufsteigende Trigeminuswurzel (*ra. V*) eine halbmondförmige Schicht lateralwärts um seinen Kern herum und reicht, diesen lateralwärts stets begrenzend, bis an das sensorische Vagusgebiet, hier fest der diffusen Faserlage der dorsolateralen Längsbahn anliegend. Stellenweise sind die obersten Bündel der Wurzel mit den Fasern der genannten Bahn sogar vermischt. Von innen wird der Kern immer von den Bündeln der Lateralbahn begrenzt. Doch liegt hier die aufsteigende Wurzel nicht mehr ganz peripher, in so fern sie von der dorsoventral ziehenden Kleinhirnfaserlage (*y'*) überdeckt wird. In der hinteren Acusticusgegend (Fig. 37) hat sich sowohl die Wurzel, als auch der Kern verdichtet und nimmt in Folge dessen dieser einen geringeren Platz ein; sonst ist die Lage dieselbe geblieben und auch die Lateralbahn (*ill*) ist in derselben Lage und Anordnung vorhanden. Die kontinuirliche Faserschicht der Kleinhirnbahn (*y'*) lagert lateralwärts auch hier der aufsteigenden Trigeminuswurzel auf und trennt diese von dem lateralen Acusticuskern (*gl. VIII*). In dieser Form und Lage erreicht Wurzel und Kern die Gegend des Acusticusabganges (Fig. 36). Hier wird der Kern (*nra*) immer ansehnlicher und die Wurzel mächtiger, bis beide in der Trigeminusgegend ihre höchste Entfaltung erreichen (Fig. 35 *ra. V*, *nra*). Hier sowohl wie in der frontalen Acusticusgegend lagert die erwähnte Kleinhirnbahn (*y'*) über der aufsteigenden Wurzel lateralwärts. Die Lateralbahn beginnt bereits in der frontalen Acusticusgegend sich diffus zu gestalten (Fig. 36 *ill*) und wird in der Trigeminusgegend ganz diffus, so, dass ihre Lage, besonders da sie mit anderen Längsfasersystemen sich vermengt, nicht mehr feststellbar ist.

Sowohl in der Acusticus- als auch in der Trigeminusgegend

besteht eine sehr gut zu erkennende Verbindung zwischen dem Kern der aufsteigenden Trigeminuswurzel und dem Pedunculus cerebelli. Es ziehen nämlich von letzterem aus diffuse Bündel (Figg. 35, 36 α, β) an die mediane Seite des genannten Kernes und senken sich in denselben ein. Manche Faser von dieser Kleinhirnverbindung verbleibt wohl in dem Kern, andere aber durchsetzen den Kern, um dann in die aufsteigende Wurzel zu gelangen. Ferner handelt es sich hier um zweierlei Fasern. Erstens sind es solche, die als Collaterale von Radixfasern sich in das Kleinhirn begeben, um dort sich zu verästeln und dann solche, die als Fasern von Purkinje'schen Zellen in den Kern der aufsteigenden Wurzel gelangen. Es wäre aber nach den Verhältnissen bei den Fischen auch die Möglichkeit da, dass ein Fortsatz einer Purkinje'schen Zelle in den Trigeminusstamm geräth. Ob solche Fasern am Ende nicht im spinalen Trigeminusganglion (Gl. Gasseri) sich auflösen, werden diesbezügliche Untersuchungen zu berücksichtigen haben.

In der Vagusgegend (Fig. 25) sieht man sehr häufig einzelne Fasern oder selbst kleinere Faserbündel in den oberen motorischen (*X.mk*) und den eingeschobenen Kern (*mk'*) gerathen. Es sind das wohl ähnliche Fasern, wie sie Kölliker beim Menschen zum Hypoglossus-, Facialis- und Trigeminuskern gelangen sah und von denen er angiebt, dass sie sich um die Ganglienzellen der betreffenden Kerne herum auflösen. Da der Kern der aufsteigenden Trigeminuswurzel unzweideutig phyletisch aus dem sensorischen Oblongatagebiete der Fische und Reptilien entwickelt hat, so sind jene Verbindungen auch aus den Verhältnissen bei den Fischen zu erklären und die direkte Beobachtung an Embryonen von Säugethieren vermittels der Golgi'schen Methode wird den Beweis hierfür gewiss erbringen. Es können Netzfortsätze aus Ganglienzellen des sensorischen Oblongatagebietes bei den Fischen (s. I. Theil, Fig. 46) sowohl in das Gebiet des Unterhornes oder des oberen motorischen Kernes derselben oder der anderseitigen Hälfte gelangen und sich dort auflösen oder umgekehrt aus diesen Gebieten in das sensorische Oblongatagebiet sich begeben. Auch aus dem großzelligen Acusticus- und Trigeminuskern sah ich Fortsätze bündelweise (Figg. 35, 36) in die Gegend des Kernes von der aufsteigenden Trigeminuswurzel gelangen und auch diese werden im obigen Sinne zu beurtheilen sein.

Nachdem die Radix ascendens in der angegebenen Weise in der

vordersten Brückengegend angelangt ist (Fig. 26, 33), biegt sie nach auswärts in den Trigeminusstamm ein[1].

Die motorische Wurzel des Trigeminus entspringt nach meinen Erfahrungen bei der Maus auf folgende Weise: aus dem eingeschobenen Trigeminuskern, der, wie KÖLLIKER für andere Säuger richtig bemerkt, gewissermaßen als die Fortsetzung des Facialiskernes, des eingeschobenen nämlich, zu betrachten ist, aus dem großzelligen Trigeminuskern, ferner aus dem ventralen motorischen Kerngebiet. Der eingeschobene Kern des Trigeminus reicht in der Facialisgegend weit hinauf (Fig. 35 *V.mk*) bis unter den Pedunculus cerebelli, wird hier jedoch von dem eingeschobenen Facialiskern durch gekreuzte Trigeminuswurzelfasern geschieden. Etwas weiter frontalwärts senkt er sich aber ventralwärts bis in das Niveau des Facialiskernes hinunter (Fig. 26 *V.mk*), ohne jedoch mit diesem kontinuirlich zusammenzuhängen. Hier tritt auch die Wurzel aus demselben (*V'*) nach auswärts in den Trigeminusstamm. Diese Wurzelportion des motorischen Trigeminus ist diejenige, die bisher als die einzige dieser Art beschrieben wurde. Die zweite motorische Wurzelportion gelangt in mehreren (2—3) Portionen in den Trigeminusstamm und zwar entspringt dieselbe ausschließlich aus dem ventralen Kerngebiet, also dem Gebiet des Ventralhornes, und zwar aus derselben und der entgegengesetzten Seitenhälfte, also gekreuzt und ungekreuzt. In dem Ventralhorngebiet (Substantia reticularis Autorum) kommt es zu keinem ausgesprochenen koncentrirten Trigeminuskern, wie denn dies auch bei Fischen und Reptilien unterbleibt. Vielmehr sammeln sich die Wurzelfasern aus den eingestreuten Ganglienzellen des Ventralhorngebietes (Figg. 9, 35 *uh*) und treten dann gemeinsam mit den Fasern aus dem großzelligen Trigeminuskerne (Fig. 9 *n.mz'*) in den Trigeminusstamm (*V*). Es sind dies die ungekreuzten Wurzelfasern aus dem Ventralhorngebiet. Die gekreuzten Wurzelfasern sind aber vielfach den ungekreuzten untermengt, und nur an zwei bis drei Stellen vereinigen sie sich zu stärkeren Bündeln, die aber nie ganz getrennt sind von den übrigen Wurzelfasern aus dem ventralen

[1] Nach angeblicher Läsion der Endkernsäule der Trigeminuswurzel in der Gegend der Pyramidenkreuzung beobachtete WALLENBERG (28) bei dem Kaninchen eine aufsteigende Degeneration, die sich bis zum »ventralen Thalamuskern« verfolgen ließ. Nun frägt es sich aber, ob es sich hier um echte Trigeminuswurzel handelt, wie WALLENBERG es meint, oder bloß um die Lateralbahn der Oblongata. Die Ergebnisse solcher Degenerationsversuche sollten stets mit Vorsicht gedeutet werden.

motorischen Gebiete. Die erste Portion (Fig. 26 *V.kf*) liegt vor und die zweite (Fig. 35 *V.kf*) hinter dem eingeschobenen Trigeminuskern oberhalb des eingeschobenen Facialiskernes.

Damit wäre aber der Ursprung aus den motorischen Kerngebieten noch nicht erledigt. Es findet sich nämlich auch jene gekreuzte Wurzelportion des Trigeminus, die bei Emys (s. II. Theil, Figg. 39, 40 pag. 20) aus dem rostralen Trigeminuskern entspringt und sich hinter dem Ganglion interpedunculare mit jenen der anderen Seite kreuzend, dann in den Trigeminusstamm geräth. So deutlich wie bei Emys habe ich jedoch den Ursprung dieser Wurzel nicht verfolgen können, doch liegt das eingeschobene Kerngebiet, aus dem diese Wurzel entspringt (Fig. 26 *V'.mk'''*), beiläufig an derselben Stelle wie beim Reptil, also vor dem eingeschobenen Trigeminuskern (*V.mk*) hart an der Wurzel des Trigeminusstammes. Es ziehen von hier aus direkt Fasern in den Trigeminusstamm, die größte Zahl der Fasern aber zieht in weniger starkem Bogen wie bei Emys nach frontomedianwärts, kreuzt sich in der sagittomedianen Ebene mit der Wurzelportion der anderen Seitenhälfte hinter dem Pedunculargangliom (Fig. 26, *4—6 V'.k'*) und geräth dann in den Stamm des Trigeminus (Fig. 26). Bezüglich der Genese dieser Wurzel verweise ich auf den zweiten Theil dieser Studien.

Die letzte Wurzelportion des Trigeminus wäre jene aus der sogenannten bläschenförmigen Zellgruppe oder unserem Nucleus magnocellularis trigemini. Ich halte mit Kölliker auch dafür, dass dieser Wurzeltheil ein sensibler ist, und werde zum Schlusse versuchen, diese Ansicht auf phyletischem Wege zu begründen.

Als Fortsetzung des großzelligen Acusticuskernes (Fig. 36 *n.mx*) besitzt der großzellige Trigeminuskern (Fig. 35 *n.mz'*) dieselbe Lage wie jener, mit dem geringen Unterschiede, dass seine dorsalsten Zellen bis über den Pedunculus cerebelli (*y'''*) hinaufreichen. Er liegt medianwärts dem eingeschobenen Trigeminuskern (*V.mk*) fest an und weiter frontalwärts, wo er mächtiger wird (Figg. 8, 9 *n.mz'*), gelangen manche seiner Zellen auch in den eingeschobenen Kern hinein. Seine Wurzelfasern (Fig. 7 *V.f*) vermengen sich auch vielfach mit jenen der motorischen Wurzelbündel und gelangen so vor dem Austritt der sensiblen Wurzel in den Trigeminusstamm.

Nach der Angabe Kölliker's würde aber diese sogenannte absteigende Trigeminuswurzel nicht bloß aus dem großzelligen Kern entstehen, wie dies bereits Meynert feststellte, sondern auch noch einen Wurzeltheil aus gewissen großen Zellen aus der Region des

Vierhügels beziehen. Diese großen Zellen (Figg. 31—35 *IV.k*) lagern jederseits ganz lateralwärts in der Ganglienzellschicht um die Sylvische Wasserleitung und reichen in gleicher Lage bis beinahe zur Commissura posterior. Sie liegen oft bis zu sechs über einander und sowohl diese Lagerung als auch die schöne bläschenförmige Form des Zellleibes verleiht dieser Zellreihe etwas Charakteristisches. Aus ihr soll sich nun, wie oben erwähnt wurde, nach Kölliker ein Theil der sogenannten absteigenden Trigeminuswurzel entwickeln und nach caudalwärts zum großzelligen Kern herunterziehen. Bei der Maus sind die Verhältnisse vielleicht einfacher wie bei dem Menschen, und darum lässt sich ein besserer Einblick in die Verhältnisse jener zwei absteigenden Wurzelbündel erhalten, von denen das innere die Trochleariswurzel und das äußere, ersteres halbmondförmig umgreifend, ein Theil der sogenannten Radix descendens trigemini sein soll. Nach meinen Beobachtungen geben jene großen Elemente der genannten Zellreihe im Vierhügelgebiet unter Anderem zweierlei Fortsätze von sich ab, die einen längeren Verlauf haben; es könnte aber auch sein, dass manche unter ihnen nur die eine Art von diesen langen Fortsätzen entsendet. Genauere Untersuchungen müssen hierüber Klarheit ertheilen. Ein Theil dieser Fortsätze gruppirt sich zu einem Längsbündel, das, in der bekannten Lage caudalwärts ziehend (Figg. 32, 33 *IV'*), hinten zur gekreuzten Wurzel des Trochlearis wird. Der andere Theil der Fortsätze zieht in losen Bündeln ventralwärts, von der gekreuzten Trochleariswurzel nach caudalwärts. Im hinteren Vierhügeltheil, der Trochleariskreuzung genähert, ziehen dann diese losen Bündel hinunter zum großzelligen Trigeminuskern und verästeln sich in diesem Kern um die Zellen herum, oder aber sie durchsetzen ihn bloß, um dann mit langen Netzfortsätzen der Zellen des großzelligen Trigeminuskernes gemeinsam ventralwärts zu in das eingeschobene Kerngebiet zu gelangen und sich dort zu verästeln. Nie konnte ich mich davon überzeugen, dass diese Fasern in den Trigeminusstamm gelangt wären.

Ein Vergleich der Trigeminus-Ursprungsverhältnisse mit jenen der Reptilien und der Fische zeigt deutlich, dass das sensorische Trigeminusgebiet, wie denn überhaupt das ganze sensorische Oblongatagebiet, in Folge großer Koncentration hauptsächlich im Kleinhirn einem dorsoventral gerichteten Drucke ausgesetzt sein musste und sich in Folge davon stark abplattete. Ein Vergleich mit den Zuständen bei Emys im ersten Theil vorliegender Studie überzeugt uns hiervon. So ist u. A. der Nucleus magnocellularis stark nach median-

wärts gedrängt worden, denn lateralwärts wird das sensorische Gebiet stark eingeengt durch den Ramus ascendens trigemini und dessen Kern. Der Ramus ascendens trigemini hat sich ferner ganz herausgeschält aus seiner früheren Lage und ist in Folge davon ein ganz selbständiger Bestandtheil der Oblongata geworden, was wieder zur Folge hatte, dass sein Kerngebiet sich von dem des übrigen sensorischen Oblongatagebietes völlig emancipirte. Wir wissen, dass bei den Fischen die dorsolaterale Längsbahn unter Anderem auch die aufsteigende Wurzel des Trigeminus in sich führt, da sie jedoch außerdem auch sensorische Wurzelportionen für andere metamere Hirnnerven in sich enthält, so durfte sie nicht als Ramus ascendens trigemini angesprochen werden. Ein specialisirter Kern ist dieser Bahn noch nicht eigen, sondern sie tritt mit dem ganzen sensorischen Oblongatagebiete in Berührung. Nun hat sich bei dem Säugethier eine volle Differenzirung dieser Bahn vollzogen, indem der Trigeminustheil sich vom übrigen Theil der Bahn nicht nur völlig losgetrennt, sondern auch sein Kerngebiet sich konsolidirt hat. Erst jetzt dürfen wir also von einem Ramus ascendens trigemini sprechen, bei Fischen und Reptilien diese Benennung für die dorsolaterale Längsbahn aber noch nicht verwenden. Ferner wäre noch zu bemerken, dass die sensorische Trigeminuswurzel im Verhältnis zur motorischen bei den Säugethieren stark zugenommen hat und die ursprünglichen Abschnitte des Trigeminus, wie sie die Fische aufweisen, die Reptilien aber bereits nur noch verschwommen erkennen lassen, bei den Säugethieren völlig verwischt sind. Es besteht diesbezüglich eine viel größere Annäherung zwischen den Selachiern und den Reptilien, wie zwischen diesen und den Säugethieren, auch die Monotremen nicht ausgenommen.

Über den Ursprung des Trochlearis sind die Angaben sehr spärlich und zumeist unrichtig. Es wird allgemein angenommen, dass der Trochleariskern dorsal vom Funiculus posterior in einer Vertiefung im vorderen oder cerebralen Abschnitt des Vierhügels liegt und die Wurzel von da aus bogenförmig dorsalwärts verlaufe, sich dann sammle und sich umbiegend caudalwärts begebe. Auf diese Weise soll dann die Wurzel im Velum medullare medium s. anticum sich mit jener der anderen Seite kreuzen und nach außen gelangen. Eine totale Kreuzung wird, mit Ausnahme einiger Autoren, wie Obersteiner, angenommen. Ich finde aber nirgends eine beweiskräftige Abbildung dafür, dass der Trochlearis aus jenem vermeint-

lichen Trochleariskern entspringen sollte, und bei der Maus ist nur zu deutlich zu erkennen, dass jener Kern (Figg. 30, 32 *III.vk*) nicht dem Trochlearis angehört, sondern Wurzelbündel in die Oculomotoriuswurzel entsendet und somit diesem Nerven angehört. Es haben somit Westphal und Simmerling völlig Recht, wenn sie diesen Kern dem Oculomotorius zurechnen. Die gekreuzte Wurzel des Trochlearis entspringt, wie schon weiter oben geschildert wurde, aus jenen reihenweise über einander lagernden großen Zellen in der lateralen Seite der Zellschicht um den Aquaeductus Sylvii herum (Figg. 31—32 *IV.k*) und gelangt dann als geschlossenes, je weiter caudalwärts um so stärkeres Bündel in bekannter Lage lateral vom Funiculus posterior (*IV'*) caudalwärts, um dann im sogenannten Velum medullare transversum mit dem der anderen Seite sich zu kreuzen und dann in der wohlbekannten Weise nach auswärts zu gelangen. Es ist das Verhalten der Fortsätze des inneren Trochleariskernes, wie ich jene mehrschichtige Zellenreihe im Vierhügelgebiet (Figg. 31—33 *IV.k*) nenne — denn sie entspricht jenem Kern der Reptilien —, auf Querschnitten, die die Trochleariskreuzung getroffen, schön übersichtlich zu sehen. Es lagen da drei der hintersten Zellen der Zellenreihe (Fig. 35). Ein Theil der Fasern gelangt als Wurzelfasern zur Kreuzung (*IV*), der andere Theil aber (*γ*) geht die schon oben beschriebene Verbindung mit dem großzelligen Trigeminuskern beziehungsweise dem eingeschobenen Kerngebiet ein.

Es ist dies aber nicht die einzige Wurzel des Trochlearis, und er besitzt eben so wie jener der Reptilien und Fische auch eine ungekreuzte Wurzel. Der Kern, welcher dieser Wurzel zum Ursprunge dient, dürfte identisch sein mit Westphal's kleinzelligem Trochleariskern, da er jedoch mit dem runden Trochleariskern der Fische und Reptilien homolog ist, wollen wir diesen Namen, obgleich er bei den Säugethieren keine runde Gestalt aufweist, um die Homologie auszudrücken, beibehalten. Bei der Maus liegt er medianwärts von dem großzelligen Trigeminuskern diesem fest an (Fig. 35 *IV mk'''*) und somit zwischen diesem und dem oberen Facialiskern (*VII.k*). Er wird von kleinen mit Karmin sich sehr intensiv tingirenden multipolaren Zellen gebildet und reicht sowohl frontal als caudalwärts nicht weit über die Querebene der Trochleariskreuzung hinaus. Dieser Kern hat somit eine starke Verschiebung erfahren im Verhältnis zu jenem der Reptilien, und ist außerdem durch den Nucleus magnocellularis von dem eingeschobenen Trigeminuskern, dem er ja bei Reptilien anlagert, getrennt. Die Wurzelfasern aus diesem Kern

sind ungekreuzt und legen sich in geringer Zahl der auswärts strebenden gekreuzten Wurzel von unten aus fest an. Da dies jedoch auf mehreren Schnitten einer Serie ersichtlich war, habe ich es bildlich nicht dargestellt.

Bei dem Vergleich der Trochlearis-Ursprungsverhältnisse der Säugethiere mit jenen der Reptilien ist stets im Auge zu behalten, dass bei ersteren eine fortschreitende Koncentration im Gebiete des ganzen Hirnbodens zu vermerken ist. Ein Vergleich des Mäusehirns mit dem Menschenhirn belehrt uns hierüber, wir müssen bloß berücksichtigen, wie weit nach hinten die Brücke bei den Primaten reicht und wie dieses Verhalten auf die ganze Topographie von Einfluss ist. Die Brücke reicht bei den Primaten, aber auch bei anderen höheren Säugethieren, bis in die Facialisgegend und schiebt die Pyramidenbahn aus seiner ursprünglich peripheren Lage dorsalwärts, und man könnte noch zahlreiche ähnliche Verschiebungen anführen. Es findet aber eine starke Verschiebung des metameren Hirnbodens in caudorostraler Richtung statt, wodurch dann die immer mächtiger werdende, diese Verschiebung nicht mitmachende Brücke stark nach caudalwärts greift.

Bei Emys liegt, wie wir dies im zweiten Theile vorliegender Studie gesehen haben, der innere Trochleariskern bereits in dem allercaudalsten Gebiet des Tectum opticum, doch gelangt er durchaus nicht so weit dorsalwärts wie bei der Maus; immerhin ist in Folge der topographischen Lage (II. Theil, Figg. 38, 43) die Möglichkeit gegeben, dass eine Verschiebung des Kernes in rostrodorsaler Richtung möglich ist. Ein Querschnitt knapp vor der Trochlearis-kreuzung von der Maus (Fig. 34) belehrt uns auch darüber, dass hier jenes Zwischenstück, welches die hinteren Vierhügel (*kv*) mit dem Hirnboden verbindet und in welchem hier das hintere Ende des inneren Trochleariskernes (*IV.k*) gelegen ist, ein dem Vierhügel nicht direkt angehöriges Gebiet darstellt. Es wäre dann an dieser Stelle etwas noch vorhanden, was darauf hinweisen würde, dass das innere Kerngebiet des Trochlearis sekundärer Weise von caudalwärts in das Vierhügelgebiet eingeschoben ward. Vielleicht sind die Zustände bei Monotremen dazu geeignet, dieser Auffassung weitere Stützen beizubringen.

Bezüglich des Nichtvorwärtsrückens vom runden Trochleariskerne bei den Säugethieren wäre wohl der Umstand maßgebend gewesen, dass dieser als bereits koncentrirtes Ganglion von der Wurzel des Nerven sich nicht verschieben konnte.

Der Ursprung des Nervus oculomotorius ist bei den Säugethieren am ausführlichsten in neuerer Zeit durch Bechterew und Kölliker geschildert worden. Ersterer unterscheidet eine große Zahl von Oculomotoriuskernen bei dem Menschen, so einen paarigen Hauptkern, einen zwischen diesen liegenden unpaaren medianen Kern, dann dorsal und dorsolateral von diesem zwei paarige accessorische Kerne. Von diesen zahlreichen Kernen gelangen die collaterallosen Wurzelfasern entweder gekreuzt oder ungekreuzt in den Oculomotoriusstamm. Dem gegenüber kommt Kölliker zu dem Resultate, dass bei dem Menschen, auf den sich ja auch die Untersuchungen Bechterew's beziehen, der Oculomotorius »jederseits wesentlich nur einen Kern hat« (l. c. pag. 299). Und hierin liegt ein wesentlicher Fortschritt und die Thatsache lässt sich auch ganz gut mit den Verhältnissen bei anderen Säugethieren in Einklang bringen. Aus dem Oculomotoriuskern sollen dann die Wurzelfasern gekreuzt und ungekreuzt an den Oculomotoriusstamm gelangen. Die ungekreuzten Fasern gelangen, gleich Bechterew's Beobachtung, aus dem cerebralen Theil des jederseitigen Kernes durch den sog. Nucleus ruber in den Oculomotorius.

Nach meinen eigenen Untersuchungen an der Maus liegen die beiderseitigen Oculomotoriuskerne in der Gegend des Ganglion interpedunculare in Form gut gewölbter Halbkugeln oberhalb des jederseitigen Funiculus posterior und bestehen aus sehr großen Ganglienzellen (Figg. 30, 31 *III.vk*). Sie sind von einander nur durch ein dünnes Septum geschieden und gleich unter ihnen liegen die vorderen Enden der Funiculi posteriores (*fp*). Die Kerne sind aber von recht ansehnlicher Größe und erstrecken sich noch weiter caudalwärts (Fig. 3 *III.vk*), wo ihre Zellen aber allmählich an Größe abnehmen, um dann oberhalb der Kreuzung der vorderen Bindearme des Kleinhirns (Figg. 3, 4, 33 *y''k*) aufzuhören. So endet der Kern auch frontalwärts zu gerade hinter dem Beginn beziehungsweise frontalen Ende der Funiculi posteriores (Figg. 3, 4 *fp*). Es liegt der Kern somit jederseits unter der bereits angeführten kugelförmigen Erhabenheit des Hirnbodens unter dem hinteren Vierhügel (Figg. 3, 4). Aus diesem Kern ziehen nun die Wurzelfasern, als direkte kollaterallose markhaltige, breite Bänder aus den Ganglienzellen nach ventralwärts. Sie gruppiren sich zu Bündeln (Fig. 30), die ziemlich aus einander liegend und nach ventralwärts zu konvergirend außerhalb des Hirns zum Oculomotoriusstamm sich vereinigen, der dann in bekannter Weise lateral vom Ganglion interpedunculare (Figg. 5—7, 31 *III*) liegt.

Während ihres Verlaufes peripherwärts durchsetzen diese Wurzelbündel die verschiedenen unter dem Funiculus posterior gelegenen Kreuzungen und zum Schlusse auch das hinterste Ende des Ganglion hypothalamicum laterale (Figg. 30, 31 *ghy'*) sowie auch die Pyramidenbahn (*pyb*). Die Wurzelfasern des Oculomotorius durchsetzen bekanntlich beim Menschen auch einen großen, runden Kern jederseits unterhalb der Funiculi posteriores, den sogenannten Nucleus ruber oder rothen Kern. Dieser Kern hat bei der Maus bei Weitem nicht jene Größe wie beim Menschen und noch vielen anderen Säugern der höheren Abtheilungen, doch nimmt er genau jene Lage ein wie dort (Figg. 30, 31 *III.vk'*). Es durchsetzen diesen Kern die aus dem oberen Oculomotoriuskern (*III.vk*) herkommenden Wurzelbündel nie, sondern berühren ihn nur medialwärts. Dieser sogenannte rothe Kern besteht bei der Maus (Fig. 30 *vk'*) aus großen Ganglienzellen, zwischen denen Bündel von Längsfasern eingestreut liegen und die Zellen gewissermaßen von einander trennen. Aus diesen multipolaren Ganglienzellen entstehen nun Achsencylinder, die sich ähnlich wie in dem oberen Oculomotoriuskern zu Bündeln vereinigen und, diesen sich anschließend, in den Oculomotoriusstamm gerathen (Fig. 30). Diese Verhältnisse sind so deutlich, dass eine Verwechslung nicht vorliegen kann. Auch gelangen aus diesen sogenannten rothen Kernen gekreuzte Fasern (*k*) in den Oculomotoriusstamm, wie denn auch der obere Oculomotoriuskern in seinem hinteren Ende solche abgiebt. Aus diesem Grunde aber nenne ich den rothen Kern den ventralen Oculomotoriuskern, wobei ich es ferneren Untersuchungen anheimstellen möchte zu entscheiden, ob der ganze sogenannte rothe Kern anderer Säugethiere jenem der Maus entspricht, oder ob aus dem Ventralhorngebiet, denn aus dem stammt dieser Kern, auch noch andere Bestandtheile sich ihm angeschlossen haben.

Zum Schlusse möchte ich noch berichten, dass aus der Pyramidenbahn (Fig. 33 *pyb*) lockere Faserungen durch das Ventralhorngebiet dorsalwärts ziehen (*III.py*) und allem Anschein nach im oberen Oculomotoriuskern enden. Es wäre dann dies die allen metameren Hirnnervenkernen zukommende Pyramidenverbindung.

A. Das Längsfasersystem des chordalen Hirns.

Bezüglich des Funiculus longitudinalis posterior gilt für die Maus dasselbe, was ich im ersten und zweiten Theil dieser Studien für Fische und das Reptil festgestellt habe, und handelt es sich

hier im Wesentlichen darum, einzelne dort festgestellte Verhältnisse wiederzufinden. Was sein vorderes Ende, beziehungsweise seinen Beginn im Tuberculum impar superius betrifft, so zieht der Funiculus in der für Säugethiere wohl bekannten Lage (Figg. 3, 4, 26 *fp*) bis an den dorsalen Oculomotoriuskern und verliert hier einige Fasern, welche als Achsencylinder, von caudalen Regionen kommend, in der uns schon von den Fischen her bekannten Weise in den Oculomotoriusstamm einbiegen. Von diesem Oculomotoriuskern an beginnen dann die einzelnen Bündel des Funiculus über dem Kommissurensystem gelegen im Tuberculum impar superius (*t*) nach abwärts zu biegen und sich in demselben pinselförmig (*fp'*) aufzusplittern. In dieser Weise reicht das letzte Ende des Bündels noch bis zum Tuberculum impar inferius (*w*).

Während nun bisher sowohl bei den Fischen als bei Emys jene Zellen, aus denen die ersten Fasern des Funiculus entsprangen, jenen des Trochleariskernes an Größe gleich kamen, sind sie bei der Maus viel kleiner als diese und sie unterscheiden sich durch nichts von den übrigen Ganglienzellen der subependymalen Lage oder den Zellen des Höhlengraus der Autoren (Figg. 3, 4).

Der Funiculus longitudinalis posterior erhält noch einen Zuschuss aus dem Tectum opticum. Es gelangen diese Fasern als gekreuzte und ungekreuzte rostroventrale Associationsbahnen des Tectum opticum bei den Fischen aus dem Nucleus corticalis, bei den Reptilien aus dem Nucleus tectalis oder Dachkern des Tectum opticum her. Bei der Maus ist ein Dachkern, ausgezeichnet durch sehr große Elemente, wie bei den Reptilien und Selachiern, nicht vorhanden, denn die betreffenden Zellen unterscheiden sich durch Größe nicht mehr von den übrigen Zellen der inneren Zellenschicht des Tectum oder hier Vierhügels. Die Fasern sind aber, und ihre Kreuzung auf Querschnitten, gut zu beobachten. Bezüglich der topographischen Lage entspricht die Tubercularkreuzung (Figg. 30—32 *L*) jener der Reptilien und lagert somit unter den dorsalen Oculomotoriuskernen fest unter den Funiculi longitudinales posteriores im Gebiete des Interpeduncularganglions. Seine Fasern kommen aus dem proximalen Vierhügel her.

Durch die volle Entwicklung der Pyramidenbahnen in Folge der Ausbildung des Großhirnmantels gestalten sich die Verbindungen zwischen ihnen und den motorischen Kerngebieten immer kräftiger. Ähnlich wie die Verbindung zwischen der Pyramidenbahn und dem dorsalen Oculomotoriuskern, ziehen von dieser Bahn aus (Figg. 35 bis

38 *pyb*) fortwährend von ventral nach dorsocaudal, also schräg gerichtete Bündel nach aufwärts zu den Kerngebieten der metameren Hirnnerven. Diese Bündel liegen dorsomedian über der Pyramidenbahn, da sie jedoch die oben angegebene Richtung einhalten, sind sie auf Querschnitten stets der Quere nach getroffen (*pyb'*) und nur stellenweise (Fig. 35) erkennt man ventrodorsal gerichtete Faserzüge. Anfangs sind diese jederseitigen Bündelsysteme mächtig, werden aber caudalwärts gegen die Oliven zu immer weniger (Fig. 37). Ich habe öfter den Eindruck erhalten, als wenn es Collaterale der Pyramidenfasern wären, welche diese Bündel bilden. Jedenfalls gelangen sie bis hinauf zu den Funiculi longitudinales posteriores. Weiter unten sollen sie noch näher erörtert werden.

Des Weiteren mögen hier, ähnlich wie bei Emys es geschah, die verschiedenen Associationsbahnen des Tectum opticum, hier Vierhügel genannt, besprochen werden.

Eben der Umstand, dass das Tectum opticum der Reptilien bei den Säugethieren eine große Koncentration, verbunden mit einer hochgradigen Differenzirung in ein proximales und ein distales Hügelpaar, eingeht, bringt es mit sich, dass unter Anderem die einzelnen bei Emys unterschiedenen Abschnitte der ungekreuzten lateralen Associationsbahn nicht mehr zum Ausdruck gelangen. Aber auch die gekreuzte laterale Associationsbahn ist mit der ungekreuzten stark vermengt. Diese Bahnen, aus oder in den Vierhügel, führen in der Litteratur den Namen Schleifenbahn des Vierhügels, welchen Namen wir aber auch bei den Säugethieren mit dem bisher bei Fischen und Reptilien von uns verwendeten ersetzen möchten. Indem ich die Litteraturangaben über diese Bahn zum Schlusse anführen will, möchte ich jetzt gleich mit der Beschreibung der eigenen Beobachtungen bei der Maus beginnen.

Die gesammte laterale Associationsbahn des Vierhügels steht, wie bekanntlich auch bei dem Menschen, mit dem caudalen Hügelpaare in Konnex. Es gelangen die Fasern der Associationsbahn theils direkt aus dem Ganglienzellkern des hinteren Vierhügelpaares (Fig. 33 *kv*), theils aus dem darunter gelegenen Kommissurensystem (*c.lo*) in peripherer Lage (*amb*) ventralwärts. Dieses Kommissurensystem ist zugleich die Grenzmarke zwischen den rostralen und caudalen Hügelpaaren (Fig. 24 *c.lo*). Die auf diese Weise sich sammelnden Bündel (Figg. 8, 9, 33 *amb*) ziehen in einer ganz peripheren Lage ventralwärts, um dann beim Abgange des Trigeminus (*V*) von diesem sowohl, wie von dem vorderen lateralen Bindearm des Kleinhirns, der

zwischen dem sensorischen Trigeminusast (Fig. 33 *V'*) und der Associationsbahn liegt (*y'*), lateroventralwärts überdeckt zu werden. Hier nun biegt ein großer Theil des Associationssystems (*amb''*) caudalwärts, während die laterale Portion (*amb'*), sich in Einzelbündel auflösend, in der Brücke (*P*) eine Kreuzung eingeht. Somit ist der mediane Theil der ungekreuzte und der laterale der gekreuzte Abschnitt der lateralen Associationsbahn des Vierhügels (laterale Schleife, Aut.). Wie bei den Reptilien, so giebt es auch bei der Maus einen Nucleus praetectalis[1], der gleich wie dort lateralwärts von der Commissura posterior, und wegen der Vorwärtsschiebung des Nucleus opticus latero-posterius (Figg. 22, 25 *nol'*), medianwärts von diesem gelegen ist (*n.pt*) und zwar oberhalb, doch caudalwärts vom Thalamus opticus (Fig. 6 *n.pt*). Eben so wie bei den Reptilien gelangt auch aus diesem ventralen Vierhügeltheil ein Bündel (Fig. 25 *amb'*) nach caudalwärts, das noch dem ungekreuzten Theil des Associationssystems beizuzählen ist. Ohne wohl umschrieben zu sein, zieht dieses Bündel (Fig. 29 *amb'*) ventro-caudalwärts in die Gegend des Oculomotoriuskernes, vermengt sich hier aber dann ganz mit den Fasern des gemischten Längsfasersystems.

Der ungekreuzte Abschnitt der Associationsbahn verliert sich, wenn er aus einander fährt, vollständig im lateralen Abschnitt des Hirnbodens und auf Querschnitten ist er darum in der Facialisgegend (Fig. 35) als koncentrirtes Bündel nicht mehr zu erkennen. Sagittale Längsschnitte lassen aber erkennen, dass Fasern von ihm sowohl in die Brücke (Figg. 8, 9 *P*) als auch in die sogenannte kleine Olive (oder dorsale auch obere genannt) gerathen. Letztere ist bei der Maus ein rundes in sagittaler Richtung ovoides Ganglion, das von dem caudalen Ende der Brücke an sich bis in die hintere Acusticusgegend erstreckt (Figg. 8, 9, 32—37 *Om*). Mit diesem Kern tritt die ungekreuzte Associationsbahn in direkte Verbindung. Die sogenannte kleine Olive besteht bei der Maus aus großen Ganglienzellen, welche aber nur spärlich an der Zahl in eine mit Karmin gut tingirbare Grundsubstanz eingebettet sind und welche Substanz nach alther-

[1] Ich vermag nicht anzugeben, in welcher phyletischen Beziehung dieser Kern der Maus mit gewissen kleineren Ganglienzellanhäufungen neben der Commissura posterior, die, so viel ich mich erinnere, auch mit dieser in Beziehung gebracht wurden, bei anderen höheren Säugethieren steht. Bei der Katze scheint wenigstens einen Theil des N. praetectalis KÖLLIKER gesehen zu haben. Es ist jener Kern, den er auf Fig. 572 seines oft schon erwähnten Buches mit *N* bezeichnet, aber noch zum »Geniculatum mediale« rechnet.

gebrachter Weise als »gelatinöse« bezeichnet werden könnte. Thatsächlich besteht aber diese Substanz aus einem markhaltigen, gröberen Geflecht, das in ein feinstes, markloses Nervennetz übergeht. In diesem Netz lösen sich nun jene Fasern des ungekreuzten Associationssystems wohl zum größten Theil auf, die als direkte Ganglienzellfortsätze von Vierhügelzellen diese mit der kleinen Olive in Verbindung setzen. Die kleine Olive geht aber auch noch andere Verbindungen ein. Man sieht in der Trigeminus-, hauptsächlich aber in der Acusticusgegend (Figg. 36, 37) eine große Zahl von mehr oder weniger vertikal verlaufenden Fasern aus dem ventralen und mittleren Kerngebiet hierher gelangen und in der hinteren Acusticusgegend (Figg. 14, 37) lässt es sich auch feststellen, dass unter diesen Fasern sich auch gekreuzte befinden (Fig. 37 ff.). Unter diesen in die kleine Olive von dorsalwärts eintretenden Fasern befinden sich zweifellos auch solche, die aus Ganglienzellen der kleinen Olive entspringen, denn an Golgi'schen Präparaten von Mäuse-Embryonen habe ich solche dorsalwärts ziehen sehen, ohne angeben zu können, wie weit sie reichen. Jedenfalls sind alle diese Fasern Verbindungsfasern zwischen der kleinen Olive und den motorischen Kernen der metameren Hirnnerven.

Eine weitere gut nachweisbare Verbindung geht aber die kleine Olive auch mit dem Kleinhirne ein. In der vorderen Trigeminusgegend lässt sich nämlich erkennen, dass ein dorsales Bündel aus dem hinteren lateralen Bindearm des Kleinhirns (Fig. 35 *y'*) in die kleine Olive einbiegt und sich dort völlig auflöst. Auch giebt es in der Brückengegend (Fig. 33) sicherlich Verbindungsfasern zwischen den beiderseitigen kleinen Oliven, Fasern, welche die oberhalb der Pyramidenbahn gelegenen Brückentheile durchqueren. Außer der Verbindung mit der ungekreuzten lateralen Associationsbahn des Vierhügels (laterale Schleife, Aut.) mit der kleinen oder oberen Olive wird allgemein angenommen, dass auch eine Verbindung zwischen dem Acusticus mit diesem Kern bestehe, oder wie sich Edinger (3, pag. 359) ausdrückt: »scheint das zweite Neuron der Hörnervenbahn« in der dorsalen Olive »zu enden«; ich habe aber noch nie eine Abbildung gesehen, welche hierfür beweiskräftig eintreten könnte. Diese irrthümliche Annahme ist offenbar durch die große Koncentration der Verhältnisse in der betreffenden Gegend der Oblongata des Menschen entstanden. Die vermeintliche Verbindung liegt aber bei der Maus weiter proximal und, wie oben angegeben ward, in der Trigeminusgegend, wo es deutlich genug

zur Beobachtung gelangt, dass jene Verbindung sich auf das Kleinhirn bezieht. Eine direkte Verbindung mit dem Acusticusgebiet besitzt somit die kleine oder dorsale Olive nicht[1]. Ich meinerseits fasse das Verhalten dieses Vermittelungskernes in ganz anderer Weise auf. Von den Fischen und Reptilien her wissen wir es (s. I., II. Theil), dass wenigstens ein Theil der ungekreuzten lateralen Associationsbahn das Tectum mit dem mittleren Kerngebiet der metameren Hirnnerven in Verbindung setzt. Dies würde nun nach den Verhältnissen, die wir soeben berücksichtigt haben, durch die Vermittelung gewisser Zwischenzellen erfolgen. Eine gewisse Zellgruppe[2] ist hierfür bei den Fischen eben so wenig vorhanden als bei Emys und es müssten somit nur gewisse, zwischen den anderen eingestreute Zellen des Ventralhornes sein, welche diese Vermittelung besorgen und zwar nicht nur mit dem mittleren Kerngebiet, sondern auch mit dem des Ventralhornes. Kleinhirnfasern, welche, bis in diese Gegend reichend, hier endigen, sind ja bekannt. Aus dieser einfachen sporadischen Anlage hätte sich dann die dorsale oder kleine Olive als Vermittelungskern koncentrirt.

Die gekreuzte laterale Associationsbahn, wie auch ein Theil der ungekreuzten, endigt im Brückenkern und erreicht auch möglicher Weise noch caudalere Distrikte, doch ist dies wegen der entgegenkommenden Bahnen aus caudalen Gegenden nicht mehr festzustellen, obgleich es wahrscheinlich ist, dass einzelne Fasern, bis in die Pyramidengegend reichend, auch caudalere Theile mit dem Vierhügel in Verbindung setzen. Man kann wenigstens an horizontalen Längsschnitten (Fig. 26) feststellen, dass ein geringer Theil (*amb*$^+$) der ungekreuzten lateralen Associationsbahn (*amb'*) in diffusen Bündeln medianwärts vom mittleren Kerngebiet (*V.mk*) und somit in höherer horizontaler Lage wie der übrige Theil der Hauptbahn caudalwärts zieht, um dann allmählich der weiteren Beobachtung sich zu entziehen.

Bei Fischen und Reptilien haben wir aus dem Tectum opticum caudalwärts ziehende Fasersysteme kennen gelernt, welche dieses mit sensorischen Oblongatagebieten, zum Theil aber auch mit dem

---

[1] Es wäre aber auch nach den Verhältnissen bei Fischen und Reptilien, wie denn überhaupt, nicht zu erwarten, dass ein rein sensibler Nerv, wie der Acusticus, mit motorischen Bezirken direkt in Beziehung treten sollte.

[2] Edinger (3, pag. 88) will bereits bei Selachiern, Teleostiern, Reptilien und Vögeln eine »Oliva superior« beobachtet haben, von der ich aber wenigstens bei den drei ersten Gruppen nie etwas gesehen habe.

mittleren Kerngebiet in Verbindung setzen. Auch scheint dort eine Verbindung zwischen Tectum opticum und Kleinhirn zu bestehen. Bei der Maus sammelt sich laterocaudalwärts oberflächlich aus dem hinteren Vierhügelpaar ein Fasersystem (Figg. 7, 8 *fd*), welches, auch nach ventralwärts reichend, die ganze laterocaudale Seite des hinteren Vierhügelpaares überdeckt. Unten hinter dem oberen Oculomotoriuskern angelangt, geräth dieses Fasersystem (Fig. 7) in den vermischten Kernbezirk des dorsalen und mittleren Kerngebietes hinein und entzieht sich hier der weiteren Beobachtung. Es ist dies jedenfalls jenes Fasersystem, das bei Emys besser verfolgt werden konnte.

Andere Bahnen, welche aus dem Vierhügel in das metamere Hirn gerathen würden, kenne ich bei der Maus nicht, und möchte ich bloß bemerken, dass nach erfolgter Differenzirung des Tectum opticum in ein vorderes und hinteres Vierhügelpaar es mit Ausnahme jenes Ganglions an der Basis des vorderen Vierhügelpaares, ausschließlich das hintere Vierhügelpaar ist, welches die Verbindung mit dem metameren Hirne eingeht.

Von den übrigen Längsbahnen des metameren Hirns wären die dorsolaterale Längsbahn, die Lateralbahn, das gemischte Längsfasersystem und die Pyramidenbahn zu besprechen.

Das Verhalten der dorsolateralen Längsbahn ist eigentlich bei Gelegenheit der Erörterung der Nervenursprünge besprochen worden. Das Wichtigste an dieser Bahn bei den Säugethieren bildet der Umstand, dass ein Theil von ihr sich völlig abgetrennt und nun als separirte aufsteigende Trigeminuswurzel mit seinem Kernbezirk aus dem sensorischen Oblongatagebiet herausgeschält hat. So bleibt von der ursprünglichen dorsolateralen Längsbahn ein Theil übrig, der Fasciculus solitarius der Säugethiere. Dieser verhält sich aber ganz wie die dorsolaterale Längsbahn nach Abziehung des trigeminalen Wurzeltheiles, und reicht rostralwärts bis zu den Nervenwurzeln der Vagusgruppe; da jedoch für die Fische nachgewiesen wurde, dass auch noch der Facialis Wurzelfasern aus dieser Bahn bezieht, so muss wohl angenommen werden, dass die diesbezüglichen Fasern in sporadischer Einlagerung noch die Facialiswurzel erreichen.

Von der Lateralbahn der Maus wurde weiter oben bereits mitgetheilt, dass sie von der Pyramidenkreuzung an, in Form von einander separirter Bündelchen (Figg. 36—39 *ill*), die aufsteigende Trigeminuswurzel, medianwärts von ihr gelegen, und deren Kern bis in die Acusticusgegend begleitet, hier aber die Bündel sich aufzulösen beginnen und die Lateralbahn in der Trigeminusgegend be-

reits sich so sehr mit den Fasern anderer Längsbahnen vermengt, dass ein Unterscheiden unmöglich wird. An Längsschnitten sieht es allerdings so aus, als wenn die Lateralbahn in Form von von einander getrennter Bündel bis in das Zwischenhirn sich fortsetzte, was ja gewiss ein Theil ihrer Fasern thut, aber nicht Alles, was den Anschein hat zur Längsbahn zu gehören, gehört in Wirklichkeit zu ihr, denn wir sind hier (Fig. 6 *M*) im Gebiet des gemischten Systems. Feststellen lässt es sich, dass von den separirten Bündeln ein Theil (Fig. 7 *ill'*) sich dorsalwärts zu den Wurzeln der metameren Hirnnerven begiebt und hier endet. Es sind das jene Fasern, von denen bei den Fischen nachgewiesen ward (s. I. Theil und 12), dass sie als motorische Wurzelfasern in die motorischen Wurzeln der Vagusgruppe und des Trigeminus gerathen. Andererseits wissen wir es auch von den Fischen her, dass innerhalb der Oblongata die Lateralbahn fortwährend neuen Zuschuss an Fasern erhält, und zwar sowohl aus dem oberen als auch aus dem ventralen motorischen Kerngebiet. Auch lässt das Verhalten der Lateralstränge des Fischrückenmarkes (13) vermuthen, dass in der Lateralbahn vielfach kurze Bahnen in Form von kettenförmigen Verbindungen zwischen Ganglienzellen vorliegen.

Das auf diese Weise nach rostralwärts gelangende Fasersystem der ungetheilten Lateralbahn zieht nun, vermengt mit Fasern des gemischten Längsfasersystems des metameren Hirns, und eine laterale Lage am Hirnboden einnehmend, rostralwärts (Figg. 5—8 *M*, auf Fig. 9 mit Gelb) und biegt oberhalb des Ganglion interpedunculare in schönem Bogen nach ventralwärts in das ventrale Zwischenhirn- oder Hypothalamusgebiet ein, ganz ähnlich wie wir dies bei Emys schon kennen gelernt haben. Hier in diesem Theil des Zwischenhirnes endet ein Theil der Fasern dieses gemischten Systems, ein anderer Theil aber entspringt gerade dort, um dann in caudalere Gebiete zu gelangen, und es ist im Großen und Ganzen dasselbe Verhalten zu vermerken wie für die Fasern des Fasciculus longitudinalis posterior. Es ist ein Verhalten wie bei Fischen und Reptilien, nur mit dem Unterschiede, dass das Vereinigungsgebiet des Zwischenhirns, wo die Endigung bezw. der Ursprung stattfindet, bei den Säugethieren einen höheren Grad physiologischer und morphologischer Differenzirung eingegangen ist. In Folge davon ist auch die Endigung bezw. der Ursprung dieses Längsfasersystems ein wohl umschriebener.

Dieses ganze Bündelsystem, das wir hier nun, wo auch die

Lateralbahn mit ihm vermischt ist, als das gemischte Längsfasersystem des metameren Hirns bezeichnen wollen und welches System wohl identisch ist mit der gesammten Haubenbahn der Autoren, nimmt eine etwas mediale Lage ein (Figg. 26, 29 *M*), lateralwärts zum Theil überdekt von Bahnen, die aus dem Thalamus in das metamere Hirn ziehen (roth). So weit es mehr lateralere Partien betrifft, so senken dieselben sich einfach ventralwärts hinter dem Thalamus opticus, die medialeren Theile aber wenden sich hinter denselben lateralwärts (Fig. 26). Die lateralsten Faserzüge legen sich dem Verbindungsstrang zwischen Vierhügel und dem Vereinigungsgebiet (Fig. 7 *nb*) zum Theil caudalwärts an und erreichen so das Ganglion hypothalamicum medium (Fig. 7 *ghy*) und endet beziehungsweise entspringt in demselben. Möglicherweise sind dies hauptsächlich die Fasern der Lateralbahn. Eine andere Partie, median von dieser, erreicht bloß den Nucleus lateralis thalami[1] (Figg. 6, 7 *Nlt*) und versenkt sich in diesen. Hinter dieser Partie gelangt ein caudaler Theil des Längsfasersystems bis in das Ganglion mammillare (Figg. 6, 7 *gm*) und versenkt sich in dessen caudalen Abschnitt. Wir werden auf diese Verhältnisse bei Besprechung des Zwischenhirns noch zurückkommen.

Eine wichtige bei den Säugethieren zur vollen Entwicklung gelangende Längsbahn des metameren Hirns ist die Pyramidenbahn. An dieser Bahn werden bekanntlich Pyramiden-Vorderstrangfasern und Pyramiden-Seitenstrangfasern unterschieden. Erstere sind ungekreuzt und liegen im medialen Abschnitt des Vorderstranges im Rückenmarke. Letztere sind der mächtigere Abschnitt und haben im Rückenmarke ihre Lage in der Seitenstrangbahn oberhalb der Kleinhirnbahn. Die Pyramiden-Seitenstrangfasern sind gekreuzt. Der ungekreuzte Theil der Pyramidenbahn soll eine relativ kurze Bahn sein und reicht bloß bis in die caudale Hälfte des Halsmarkes, während die gekreuzte Seitenstrangbahn bis in die Lendenanschwellung verfolgbar sein soll. Außerdem soll die Pyramiden-Vorderstrangbahn wenigstens nach Bechterew (1, pag. 94) nur dem Menschen zukommen und den übrigen Säugethieren fehlen. Die Kreuzung der Pyramidenfasern erfolgt zu Beginn des Halsmarkes, doch soll noch ein Austausch von Fasern der beiden Seiten bis zur Brücke stattfinden. Im Rückenmarke werden die Pyramidenbahnen mit dem Vorderhorne in Beziehung gebracht und nach erfolgter Kreuzung

[1] Nucleus lateralis thalami Kölliker's oder ventraler Kern Nissl's.

auch in Beziehung mit den motorischen Kernen der metameren Hirnnerven stehen. Vor der Brücke in den Hirnschenkel gelangt, gelangen sie mit diesem in die Großhirnrinde.

Indem ich hier das Wichtigste aus der Kenntnis der Pyramidenbahn des Menschen angeführt habe, möchte ich kurz auch die Angaben über das Verhalten dieser Bahn bei anderen Säugern anführen. Nach Stieda und Ziehen liegt bei manchen Nagern die Pyramidenbahn nach erfolgter Kreuzung im Hinterstrang. Auch bei Marsupialiern (Pseudochirus) beobachtete Ziehen (31) eine ganz ähnliche Lage, nämlich »unmittelbar am medialen Rande des Hinterhorns«. Die Kreuzung ist hier eine vollständige. Es hat Ziehen somit zum ersten Male bei einer Säugethierform den Nachweis dafür erbracht, dass die Pyramidenbahn nach erfolgter Kreuzung im Dorsalmarke verläuft; auch hatte er den Eindruck, dass einzelne Fasern dem Seitenstrangbereich angehören. Bei den Monotremen soll nach demselben Autor die Pyramidenkreuzung »eine ganz zerstreute sein«, ein Verhalten also, das lebhaft an die Zustände der Reptilien erinnert. Da zwar die Pyramidenbahn auch bei den Muriden und bei Sciurus eine mehr medianwärtige Lage im Dorsalmarke einnimmt, möchte Ziehen nicht ohne Weiteres dieselbe mit jener von Pseudochirus in Parallele setzen.

Nach eigenen Untersuchungen bei der Maus bin ich zu dem Resultat gelangt, dass die Pyramidenbahnen zumeist durch Collateraläste sich mit den ventralen motorischen Kernen der metameren Hirnnerven sowohl derselben, als der entgegengesetzten Seitenhälfte in Verbindung setzen[1]. Dies erfolgt wohl durch Auflösung der Fasern um die Ganglienzellen herum. Über das gröbere Verhalten dieser Verbindungen wurde weiter oben schon angegeben, dass dieselben in schräger Richtung von ventrofrontal nach dorsocaudal hinaufziehen. Die Pyramidenkreuzung hinter den Oliven ist zwar schon ziemlich koncentrirt, doch noch lange nicht so einheitlich wie bei den Primaten. Die Bahn zerfällt hier in 7—9 Bündel (Fig. 5 *pk*), welche mit gleichen Bündeln der anderen Seitenhälfte jedes für sich kreuzt. Gewiss aber verbleibt hinter der Kreuzung ein Theil dieser Fasern im Vorderstrange des

[1] Nach Hoche's auf degenerativem Wege erzielten Befunden (17, 18) steht jede der beiden Pyramidenbahnen in Verbindung mit beiden Ventralhörnern, eben so mit den Kernen des Facialis und Hypoglossus, sowie den motorischen Trigeminuskernen.

Halsmarkes, nur konnte nicht festgestellt werden, wie weit diese Fasern caudalwärts reichen. Diese Fasern würden dann in den Ventralhörnern enden, ähnlich wie in den motorischen Kernen die metameren Hirnnerven. Der andere Theil der Pyramidenbahn zieht aber dorsalwärts (Figg. 39, 40 blau) und man kann dann an Serienschnitten feststellen, dass hinter der Kreuzung im Halsmarke das noch vorhandene Pyramidenbündel in lockeren Bündelchen unterhalb des Corpus cornu s. posterioris und medianwärts vom Beginn des Ramus ascendens trigemini (Fig. 41 *f*) an der medianen Wurzel des dorsalen Spinalnerven sich lagert (blau). Es wäre dies also ein ganz ähnliches Verhalten, wie es Ziehen für Pseudochirus und einige Nager, unter ihnen ja auch für Mus, festgestellt hat. Unbekannt blieb es mir, wie weit caudalwärts die dorsalen Theile der Pyramidenbahn reichen. Solche Fasern, doch in spärlicher Zahl, die in den lateralen Abschnitt gelangen und wie solche ja auch Ziehen zu sehen glaubt, habe ich mit Bestimmtheit beobachtet.

Nach diesem Verhalten aber ist es kaum zweifelhaft, dass die Pyramidenbahn alle drei Kerngebiete des Rückenmarkes mit der Großhirnrinde in Beziehung setzt. Auch lassen sich die Verhältnisse, wie sie bei dem Menschen bekannt sind, nach dem Verhalten bei den angeführten Säugethieren etwas anders deuten wie das sonst geschah. Die Kreuzung der Pyramidenbahn ist dort eine sehr verdichtete und die gekreuzte Partie gehört von nun an nur dem lateralen und dorsalen Theil des Rückenmarkes an, denn die medialsten Fasern reichen ja auch dort bis zur sogenannten Substantia gelatinosa, während die laterale Partie in die sogenannte Substantia reticularis lateralis sich begiebt. Was von in der ventralen Hälfte des Rückenmarkes als Pyramiden-Vorderstrangbahn übrig bleibt, ist aber jener Theil der Bahn, welche dem ventralen Kerngebiet angehört und somit würden auch hier alle drei unserer Kerngebiete mit der Pyramidenbahn in Beziehung treten.

In der Oblongata wäre der Nachweis für den vorausgesetzten Zusammenhang der Pyramidenbahn mit dem dorsalen Kerngebiet noch zu erbringen.

Die Pyramidenbahn hat bei der Maus eine ganz periphere Lage im metameren Hirne und nur in der Rückengegend (Fig. 33) geräth sie (*pyb*) ganz in die Brücke hinein. Von hier aus aber zieht die Bahn nach caudalwärts, wie gesagt, in ganz peripherer Lage und zwar lagert sie überall bis zu ihrer Kreuzung stets medianwärts, jederseits fest an der ventralen Sagittalfurche der Oblongata (Fig. 34

bis 38 *pyb*), von außen nur stellenweise von sehr dünnen Querfaserlagen, sonst aber nur von der innersten Hirnhülle (Gliahülle) überzogen. In der mittleren Brückengegend werden beide Bündel von den Fasern der gekreuzten lateralen Associationsbahn der Vierhügel (Fig. 33) und in der hinteren Brückengegend von solchen des ventralen Bindearmes aus dem Kleinhirn (Fig. 34) der Quere nach durchsetzt. Die Pyramidenbahn besteht überall aus zahlreichen Einzelbündeln, die sich nicht fest berühren. Sie hat im Allgemeinen in der Querebene eine ovoide Form, welche aber stellenweise weniger ausgesprochen ist; überall ist jedoch die Bahn ihrer Umgebung gegenüber gut umgrenzt. In der frontalen Brückengegend, nachdem sie die Brücke in von proximal nach distal und ventralwärts gestellter Richtung durchsetzt (Figg. 5—7 *pyb*) und wo neben ihr andere Längsbahnen noch in die Brücke gerathen, ist sie diesen gegenüber nicht mehr gut abgegrenzt. Je weiter caudalwärts in der Oblongata, um so geringer wird der Durchmesser der Pyramidenbahn, das heißt die Bahn nimmt an Dicke ab. Dies lässt sich ja nur auf die eine Weise erklären, dass die einzelnen Fasern nicht nur Collaterale an die Kerne der metameren Nerven abgeben, sondern zum Theil auch in jenen Kernen enden. Bereits in der hinteren Acusticusgegend beträgt die Dicke der Bahn etwa nur die Hälfte der früheren Dicke, doch behält sie diesen Umfang so ziemlich bis zu ihrer Kreuzung. Querverbindungen zwischen beiden Bahnen habe ich nur an einer Stelle, nämlich unterhalb der großen Olive (Fig. 38 *O*) in der Vagusgegend beobachtet. Es giebt dort eine ventrale und eine etwas oberhalb von dieser gelegene dorsale Querverbindung; die ventrale wird von Querfasern des ventralen Bindearmes (*y'*) gebildet und von der dorsalen vermag ich es nicht zu unterscheiden, ob sie den Pyramidenbahnen angehört oder von sogenannten Fibrae arcuatae gebildet wird.

In der Olivengegend liegt die Pyramidenbahn stets unter der großen Olive, da die Bahn ja immer ihre periphere Lage behält und es gelangen somit nie Theile der Olive unter die Bahn, wie ja dies bei dem Menschen in der Trigeminusgegend der Fall ist.

Proximalwärts, nachdem die Pyramidenbahn die Brücke passirt, ist sie mit anderen Bahnen, die aus dem Zwischenhirn caudalwärts ziehen, wie schon weiter oben erwähnt wurde, ganz vermengt, es ist dies ja jene Gegend, wo eine Menge Bahnen sich treffen. Das gemeinsame Bündel zerfällt hier vor Allem in zwei Unterabtheilungen, von denen die laterale (Fig. 32 *pyb*) wenigstens zum größten Theil der Pyramidenbahn angehört; ganz nicht, denn es treten von der

lateralen noch weiter proximalwärts Faserbündel ab, die dann, einem Theil der medialen Abtheilung (*fdv*) sich anschließend, als Fasciculus thalamo-epencephalicus frontalwärts ziehend (Figg. 7 mit Roth), und das ventrale Vorderende der gemischten Längsbahn, welches in das Corpus mammillare geräth, kreuzend, in den Thalamus gelangt. Wir werden auf diese sehr komplicirten Verhältnisse bei Besprechung des Zwischenhirns noch zurückkommen und hier nur noch so viel, dass das frontale Ende der Pyramidenbahn (Figg. 31, 32 *pyb'*) zum Schlusse in das Ganglion hypothalamicum laterale (*ghy'*) gelangt und sich dort (Fig. 14 *pyb'*) vollständig aufsplittert und somit auch hier, ganz wie bei Emys, die Pyramidenbahn direkt nicht in die Großhirnrinde gelangt, sondern mit den Pyramidenkernen der Großhirnrinde in der Gegend der Centralwindungen nur vermittels jenes Ganglions in Zusammenhang steht.

Es erübrigt uns noch, hier die Brücke und die großen Oliven zu besprechen. Die Brücke ist bekanntlich eine Ansammlung von Ganglienzellen, welche von einer Unmenge von Querfasern durchsetzt wird. Es treten in die Brücke ferner Fasern aus fernen Gehirntheilen, wie aus dem Cerebellum und angeblich aus dem Großhirn ein, und in so fern diese Bahnen die Brücke wenigstens mit einem Theil ihrer Fasern nicht bloß durchsetzen, wie die Pyramidenbahnen, lösen sie sich in derselben auf. Aber auch Fasern, die aus der Brücke entspringen und in jene Hirntheile gelangen, soll es geben. Bezüglich dieser letzten Punkte liegen Angaben von S. Ramon y Cajal vor. Es führen somit die Bahnen, die bis zur Brücke reichen, sowohl in die Brücke leitende als auch von der Brücke wegleitende Bahnen. Aus dem Kleinhirn führt der mittlere Bindearm Fasern zur Brücke und von ihr in das Kleinhirn. Diese Fasern setzen nach der Ermittelung Mingazzini's beide Seitenhälften mit jeder Seitenhälfte des Kleinhirns in Verbindung, es giebt also unter ihnen auch Kreuzungsfasern. Die ungekreuzten Fasern sollen beim Menschen eine mehr periphere, die gekreuzten eine mehr dorsale Lage in der Brücke einnehmen. Es sind außerdem aber diesen Kleinhirn-Brückenfasern auch Kleinhirnbahnen beigemengt, die nach erfolgter Kreuzung in der Raphe in »das Grau der Haube« gelangen.

So soll es sich auch mit jenen Bahnen verhalten, welche durch den Brückenarm des Großhirns oder die Großhirnschenkel in die Brücke gelangen; auch sie sollen sowohl Fasern in die Brücke von der Großhirnrinde aus als auch solche aus der Brücke in die Groß-

hirnrinde führen. Ferner ist es bekannt, dass je weiter die Großhirnmantel-Bildung gelangt, die Brücke um so umfangreicher wird, was wieder durch die Zunahme an Fasern zur, beziehungsweise von der Brücke in die Großhirnrinde erklärt wird. Dabei wird allerdings nicht berücksichtigt, dass auch die Koncentration im metameren Hirne zur Vergrößerung der Brücke beiträgt.

Was nun die Brücke der Maus betrifft, so ist diese im Vergleich zu jener der Primaten, aber auch zu jener der Carnivoren u. A. recht klein und es ist zwischen ihr und den großen Oliven eine ansehnliche Strecke metameren Hirns vorhanden (Figg. 3—7), welche Strecke, da die Oliven die Brücke mit ihrem frontalen Ende berühren, bei den Primaten fehlt. Es sind hierin niedere Zustände gegeben, wie sie sich u. A. auch bei den Monotremen vorfinden (Fig. 42). Die Brücke als koncentrirtes Gebilde ist eine Errungenschaft der Säugethiere und fehlt noch den Reptilien. Sie zerfällt bei der Maus wie bei den Nagethieren überhaupt in einen vorderen mächtigeren (Fig. 42 *P*) und hinteren geringeren Abschnitt (*P'*). Dorsalwärts ist sie sowohl dem Ganglion interpedunculare (Fig. 32) als auch anderen dorsal von ihr gelegenen Theilen (Fig. 33) gegenüber in Folge ihrer dicht liegenden Ganglienmasse sehr scharf abgegrenzt. Dort, wo frontalwärts der Crus cerebelli ad pontem (Fig. 32 *y'*) laterocaudalwärts vom Ganglion hypothalamicum laterale (*ghy'*) in die Brücke sich einsenkt, reichen, wie die Abbildung es zeigt, die Ganglienzellen der Brücke sogar noch in den Bindearm hinein. Durchsetzt wird die Brücke von frontal- nach caudalwärts in schräger Richtung nach ventralwärts, wie oben erörtert wurde, von einem Längsfaserbündel jederseits, das zum Theil die Pyramidenbahn, zum Theil eine andere Bahn aus dem Thalamus in sich enthält. Diese letztere, der Fasciculus thalamo-epencephalicus, splittert sich allmählich von dem gemeinsamen Bündel ab und verbleibt in der Brücke (Fig. 7 *f''*). Dieses nicht der Pyramidenbahn angehörige Bündel liegt bei der Einsenkung des gesammten Bündels in die Brücke medianwärts von der Pyramidenbahn (Fig. 32), durchsetzt aber diese alsbald und gelangt von ihr lateralwärts zu liegen, und von nun an beginnt auch die Aufsplitterung und allem Anschein nach geht nun dieses Bündel ganz in der Brücke auf. Seine letzten Bündel erreichen aber noch den hinteren Abschnitt der Brücke und gehen hier eine Kreuzung ein (Fig. 7 mit Roth), so dass auf diese Weise beide Seitenhälften der Brücke mit dem Thalamus opticus in Beziehung treten.

Lateralwärts von der Thalamusbahn gelangt, wie wir wissen,

die laterale Associationsbahn der Vierhügel in die Brückengegend, und die gekreuzte Partie davon (Fig. 33 *amb'*) kreuzt sich eben in der Brücke und es ist wohl anzunehmen, dass ein Theil von den ungekreuzten Fasern in der Brücke verbleibt. Viele dieser Fasern durchsetzen die Brücke bloß, um dann weiter caudalwärts zu gelangen (Figg. 8, 9).

Der Crus cerebelli ad postem zieht in nach proximalwärts konvexem Bogen (Fig. 8 *y'*) zur Brücke und senkt sich, ganz lateralwärts gelegen (Figg. 32, 33 *y'*) und nur von der Trigeminuswurzel (*V'*) überdeckt, in die Brücke ein. Ein Theil seiner Fasern endet beziehungsweise entspringt in der gleichseitigen Brückenhälfte, der andere aber zerfällt in viele Bündelchen, die dann gemeinsam mit den gekreuzten Fasern der lateralen Associationsbahn des Vierhügels und in dem caudalen Theil mit denen der Thalamusbahn die Brücke schichtenförmig durchqueren, wobei diese Querfaserschichten durch Ganglienzelllagen der Brücke von einander getrennt werden (Fig. 32, 30).

Es gelangen aber außer den beschriebenen auch noch andere Fasern in die Brücke. Es sind dies diffuse Bündel aus dem gesammten mittleren Kerngebiet der Oblongata (Fig. 7, 34 *α*), ventralwärts ziehend, medianwärts von der kleinen oder vorderen Olive (*Om*) in die Brücke gelangend. Es sind Netzfortsätze sowohl von den Ganglienzellen des mittleren Kerngebietes (bei der großen Koncentration wäre es wohl möglich auch aus dem sensorischen Oblongatagebiet) als auch von solchen des Brückenkernes, die im Brückenkern bezw. im mittleren (und oberen) Kerngebiet sich verästeln. Kreuzungsfasern dieser Art kenne ich nicht. Es würde somit die Brücke in Beziehung treten mit dem Kleinhirn, dem mittleren Kerngebiet, den Vierhügeln, dem Thalamus opticus und möglicherweise durch Pyramidenfasern indirekt mit der Großhirnrinde.

Was nun die Phylogenese der Brücke betrifft, so glaube ich, wäre es heute nicht mehr verfrüht, darüber Betrachtungen anzustellen. Sie hat sich in der frontalsten Hälfte des metameren Hirnbodens hinter dem Ganglion interpedunculare durch Koncentration gebildet, und somit müssen alle Komponenten in der betreffenden Gegend bereits bei den Fischen gegeben, bei den Reptilien aber weitere Anhaltspunkte für eine Einleitung der Koncentration zu finden sein. Die erste Frage, die sich uns aufwirft, ist die: welche Gegend des Hirnbodens das Ganglienmaterial für die Brücke wohl geliefert haben

mag. Es kommt hierbei, darüber ist wohl kaum zu zweifeln, nur das ventrale oder untere Kerngebiet in Betracht, dafür spricht ja deutlich die topographische Lage der Brücke. Entweder waren es ventralste Ganglienzellen aus dem Ventralhorn oder Zellen aus dem Gebiete des gemischten Längsfasersystems im metameren Hirne, denen schon Edinger eine gewisse vermittelnde Rolle zuschrieb, die sich zum Brückenkerne koncentrirten. Diese letzteren stammen aber gewiss auch aus dem ventralen Kerngebiet. In dem ventralen Kerngebiete der Forelle kennen wir Zellen (I. Th., Fig. 46, 3), die nur Netzfortsätze besitzen, und es werden wohl diese Art Zellen gewesen sein, die sich in dem Brückenkern koncentrirten, also echte Vermittelungszellen, und auf diese Weise dürfte auch die kleine Olive als Vermittelungskern sich gebildet haben, denn es spricht ja Alles dafür, dass sowohl der Brückenkern als auch die kleine Olive Vermittelungskerne sind, welche eine Vermittelung zwischen Großhirn, Thalamus, Vierhügel und Kleinhirn mit Kerngebieten der metameren Nerven herstellen. Dabei nehme ich aber an, dass ein Theil jener Vermittelungszellen, wohl ein bestimmt specialisirter, in dem Gebiet der gemischten Längsbahn erhalten blieb. Es konnten dabei aber auch noch Verbindungen zwischen den genannten Hirntheilen und wohl auch mit dem Kleinhirn durch Ausschaltung der Kerngebiete in der Brücke hergestellt werden. Die übrigen Komponenten für die Brücke sind bei den Fischen gegeben, denn erstens zieht der gekreuzte und ungekreuzte Theil der lateralen Associationsbahn des Tectum opticum entlang des ventralsten Theiles des metameren Hirnbodens nach caudalwärts (I. Th., Figg. 9, 10 *amb'*), und zweitens sind Faserungen aus dem Kleinhirn in diese Gegend bei den Fischen bekannt (I. Th., Fig. 50 *h*). Es tritt ferner durch Netzfortsätze auch das mittlere und das ventrale Kerngebiet, dies schon vermöge seiner eigenen Ganglienzellen, mit dieser ventralsten Gegend in Verbindung. Ein weiterer Fortschritt wäre dann bei den Reptilien dadurch erreicht worden, dass der hintere Theil der Commissura ansulata, bestehend aus den gekreuzten Fasern der Associationsbahn des Tectum opticum, mehr nach caudalwärts rückt und die distale Hälfte des Interpeduncularganglions durchsetzt (II. Theil, Figg. 25, 26 etc.); es würde somit ein guter Theil der Commissura ansulata der Fische und Reptilien in die Brückenkreuzung der Säugethiere aufgegangen sein.

Ein drittes Ganglion des metameren Hirnbodens bilden die unteren Oliven. Diese erreichen bei dem Menschen ihre höchste Ausbildung, was in einer gewaltigen Flächenvergrößerung der Ganglien-

zelllage sich kund giebt. Sie stehen bekanntlich mit dem Kleinhirn durch die Tractus cerebello-olivares in Verbindung und zwar in der Weise, dass diese Bündel die gleichseitige Olive durchbrechend, durch die Raphe hindurch in die anderseitige Olive gelangen. Hier lösen sich die einzelnen Fasern um die Olivenzellen herum auf und KÖLLIKER nimmt darum an, dass diese Fasern vom Kleinhirn aus centrifugal leiten. Die Ganglienzellen der Olive besitzen neben vielen kleineren Netzfortsätzen auch einen längeren, von dem aber noch nicht festgestellt ist, wohin er gelangt.

Die vor der Nackenbeuge und somit vor der Pyramidenkreuzung gelegenen unteren Oliven der Maus (Figg. 3—9 *O*) haben eine wesentlich andere Form wie jene der Primaten; sie dehnen sich mehr in die Länge aus und sind der Quere nach weniger umfangreich. Auch ihre Form ist eine andere, denn während jene der Primaten einer vielfach gefalteten Drüse mit nach medianwärts gerichteter Mündung gleichen und jede somit einen Hilus besitzt, ist die jederseitige Olive der Maus im Querschnitt mit einem Bande vergleichbar, dessen inneres Ende, mediodorsal von der Pyramidenbahn fest an dieser und sein laterales Ende seitlich vom Hypoglossusaustritt an die ventrale Peripherie des Hirnbodens befestigt, dreimal gefaltet ist. Die laterale Falte der Zelllamelle (Fig. 38 *O*) ist dorsomedianwärts, die mittlere ventrolateralwärts und die innere, fest an der Raphe gelegene, ganz dorsalwärts gerichtet. Es ist bei der Maus somit die Flächenvergrößerung eine beginnende und aus dieser ist jene der Primaten wohl so entstanden, dass die beiden Enden der Lamelle, ihre frühere Lage aufgebend, sich dorsalwärts begaben und sich auf diese Weise, wobei aber die Olive nach lateralwärts rückte, einander näherten. Der Hypoglossus (*XII*) durchsetzt in Folge der Lage der Mäuseolive nur die lateralste Seite der Lamelle. Zwischen den Faltungen der Lamelle befinden sich dicht beisammen liegende markhaltige Längszüge, welche die Olive theils durchsetzen, theils in ihr enden oder vielleicht beginnen. Diese Längszüge gerathen zum Theil aus der Pyramidenbahn (Figg. 3—6), zum Theil aber auch aus der lateralen Associationsbahn (Fig. 9) in die Olive und diese geht somit mit beiden Verbindungen ein. Die beiden Oliven werden ferner von sogenannten Fibrae arcuatae durchquert. Diese gehören zum größten Theil dem ventralen Bindearm (Fig. 35 *y'*) an und somit erhält die Olive der Maus ihre olivo-cerebellare Verbindung nicht in Form eines kompakten Bündels wie bei dem Menschen, sondern entsprechend den Verhältnissen in Form von diffusen Fasern. Es

gelangen aber in die Oliven auch Faserverbindungen aus den beiden oberen Kerngebieten des metameren Hirns, jedenfalls aus dem mittleren und ventralen Kerngebiet. Diese zerstreuten Faserbündel ziehen medianwärts vom Hypoglossus senkrecht in die Oliven (Figg. 4—7) und verbleiben in ihnen.

Nach alle dem sind die hinteren Oliven ganz ähnliche Vermittelungskerne, wie die dorsalen, vorderen oder kleineren Oliven, gilt auch ihre Vermittelung einem anderen physiologischen Zwecke, nämlich der Aufrechterhaltung des Körpergleichgewichtes, und es wird ihre Genese in ganz ähnlicher Weise erfolgt sein.

Vor Jahren habe ich (14) eine Ansicht ausgesprochen, die ich heute nicht mehr vertreten möchte. Ich habe nämlich bei dem Knochenfische Orthagoriscus gewisse Zellen in der Oblongata für einen beginnenden Olivenkern erklärt, die aber wohl dem eingeschobenen Kerne angehören und habe gleichzeitig angenommen, dass primäre koncentrirte Olivenkerne auch bei anderen Teleostiern und Selachiern vorkämen, wie dies Fritsch und Rohon angaben. Heute weiß ich es, dass diese Annahmen auf Irrthum beruhen und dass ein Olivenkern in koncentrirter Form selbst den Reptilien fehlt, denn jener muthmaßliche Olivenkern der Reptilien, welchen Edinger mit großer Reserve für so etwas halten möchte, ist der eingeschobene Kern des mittleren Kerngebietes, wie dies von seiner Abbildung aus dem Alligatorhirn (3, Fig. 46) deutlich zu ersehen ist. Ich bin, wie gesagt, heute der Meinung, dass der Olivenkern bei Fischen und Reptilien zwar in seinen Komponenten vorhanden, doch in koncentrirter Form bei ihnen noch fehlt.

B. Kleinhirnbahnen und die Vierhügel.

Die Bindearme des Kleinhirns der Maus lassen sich eintheilen in einen gekreuzten, einen frontodorsalen, einen frontoventralen, einen caudalen und einen caudoventralen. Die beiden ventralen Bindearme sind Differenzirungen eines diffusen Fasersystems der Fische, das in peripher-lateraler Lage in dem ganzen metameren Hirne ventralwärts ziehend, zum ventralen Kerngebiet in Beziehung tritt, der caudalste Theil aber in dieselbe Gegend des Rückenmarkes gelangt. Eben so ist der caudale Bindearm (Crus cerebelli s. Corpus restiforme Autorum) ein bei den Fischen mehr oder weniger diffuses Fasersystem, das unterhalb der Cerebellarleiste im sensorischen Oblongatagebiete caudalwärts zieht, und außer der Betheiligung an den

Nervenwurzeln der metameren Nerven, mit dem dorsalen Gebiete des Rückenmarkes Beziehungen eingeht. Der gekreuzte Bindearm ist auch bei den Fischen bereits eine zusammengezogene Bahn.

Zu lateralst tritt aus der Kleinhirnbasis vor dem Trigeminusgebiet ein mächtiges Faserbündel (Fig. 9 *Y*) aus der Kleinhirnbasis, zieht in etwas nach ventralwärts geneigter Richtung frontalwärts und theilt sich dann in ein proximales und ein distales Bündelsystem (*y'''*). Das letztere ist der caudale Bindearm (Crus cerebelli posterior), der unter dem ungeeigneten Namen Corpus restiforme bekannt ist. Er besteht aus einzelnen Bündelchen, die fest an einander gelagert das Hauptbündel bilden, das seine Lage oberhalb des eingeschobenen Kerngebietes im sensorischen Oblongatagebiete hat (Figg. 35, 36 *y'''*). Je weiter caudalwärts, um so geringer wird der caudale Bindearm, was daher rührt, dass er fortwährend von seinen centrifugal leitenden Fasern an den sensorischen Trigeminuskern abgiebt (Fig. 35 *β*) und zum Schlusse schwindet er in der hinteren Acusticusgegend. Hier tritt aber das sensorische Oblongatagebiet mit zahlreichen diffusen Faserbündelchen aus dem Kleinhirne, die sowohl aus dem Nucleus dentatus (Fig. 37 *K'*) als auch aus der Kleinhirnkommissur (*C*) stammen, mit dem Kleinhirne in Verbindung stehen und viele von ihnen auch als Längsbündel weiter caudalwärts ziehen. Diese diffusen Bündel ersetzen hier somit den fehlenden Bindearm und es wäre wohl möglich, dass sie bei weiterer Koncentration in der Säugethierreihe sich dem caudalen Bindearm anschließen. Der caudale Bindearm führt aber, wie aus seiner Genese hervorgeht und von früheren Autoren auch angegeben ward, auch aufsteigende Fasern, die aus dem sensorischen Gebiete der Oblongata und Rückenmark herrühren. Es findet sich auch bei der Maus ein laterales aufsteigendes Bündel oberhalb des Fasciculus solitarius in der hinteren Acusticusgegend (Fig. 37 *l.a.trg*), von welchem ein Theil weiter frontalwärts in den caudalen Bindearm gelangt und der übrige Theil höchst wahrscheinlich in die Trigeminus- und in die Acusticuswurzel nach außen biegt. Es wäre darum dieses Längsbündel mit der oberen aufsteigenden Trigeminuswurzel der Forelle (s. I. Theil, Fig. 4 *l.a.trg*) gleichzustellen. In der Vagusgegend ist auch von diesem Bündel als solchem nichts mehr zu sehen (Fig. 38).

Der caudale Bindearm der Maus führt somit centrifugal und centripetal leitende Fasern in sich und tritt mit dem sensorischen Trigeminuskern in Verbindung. Erstere Faserart rührt aus dem Kleinhirn, letztere aus dem sensorischen Gebiet der Oblongata und des

Rückenmarkes, und es ist somit dieser Bindearm die Verbindungsbahn zwischen diesen beiden Theilen des Centralnervensystems. Mit den Oliven tritt dieser Bindearm in keine Verbindung, wie man dies im Allgemeinen anzunehmen pflegt.

Der caudoventrale Bindearm setzt gemeinsam mit dem frontoventralen Bindearm motorische Bezirke des metameren Hirns mit dem Kleinhirn in Verbindung und zwar erstreckt sich das Gebiet des letzteren von dem Trigeminusgebiete bis zum vorderen Ende des metameren Hirns, das des ersteren aber von dem Trigeminusgebiet, einschließlich desselben, bis in die caudalste Region und vermittelt auch den Zusammenhang mit den motorischen Gebieten des Rückenmarkes.

Der caudoventrale Bindearm ist eine periphere durchaus kompakte Faserlage, welche aus dem Nucleus dentatus des Kleinhirns (*k'*) dorsoventral ziehend (Figg. 35—38 *y''''*) nur durch den Austritt derjenigen metameren Hirnnerven, die in seinen Bereich fallen, unterbrochen wird. Überall liegt er lateralwärts der aufsteigenden Trigeminuswurzel (*ra. V*) auf, ohne mit dieser oder deren Kern in irgend eine Beziehung zu treten. Ihm liegt von außen und dorsalwärts der laterale Acusticuskern (*gl. VIII*) auf. In dieser Lage erreichen die Fasern dann die ventrale Seite des metameren Hirnbodens. Dort, wo der Facialisstamm (Fig. 35 *VII*) die Bündelschicht des Bindearmes durchbricht, gelangt, wie weiter oben bereits mitgetheilt wurde, ein Bündel aus dem Bindearm in die kleine Olive (*Om*) und vermittelt deren Zusammenhang mit dem Kleinhirn. Die übrigen Bindearmfasern fahren etwas aus einander und erreichen in dieser Weise den ventralen Abducenskern (*VI*), den sie durchsetzen, möglicherweise manche unter ihnen mit demselben auch in Verbindung treten. Die durchsetzenden Fasern gelangen dann, sofern sie nicht im ventralsten Theil des ventralen motorischen Gebietes enden, durch die Raphe hindurch dorsalwärts von den Pyramidenbahnen auf die anderseitige Oblongatahälfte, wo sie wohl sich so verhalten werden, wie die ungekreuzten Fasern. Manche von den Fasern des caudoventralen Bindearmes biegen aber schon in der Trigeminusgegend caudalwärts um, um dann als Längsfasern zu verlaufen. Dieser Theil der Fasern liegt ventral von der kleinen Olive zwischen den Querfaserschichten des Systems in nicht bestimmter Anordnung. Während die schichtenweise angeordneten Querfasern in der ganzen Oblongata in derselben Anordnung nachweislich sind und in der Vagusgegend (Fig. 38) mit den Oliven die bekannte Verbindung eingehen, gruppiren

sich die Längsfasern bereits in der frontalen Acusticusgegend in ganz bestimmter Anordnung. Sie bilden neben einander gestellte, im Querschnitt konische Lamellen (Figg. 36, 37 y''''), deren Reihe, ganz peripher gelegen, von dem ventralen Rande der aufsteigenden Trigeminuswurzel bis zur Pyramidenbahn sich erstreckt. In der Vagusgegend (Fig. 38) ist diese charakteristische Anordnung nicht mehr so gut erhalten, doch gruppiren sich diejenigen Längsfasern, welche nicht in der Oblongata verbleiben, in der Gegend der Pyramidenkreuzung wieder in gleicher Weise (Figg. 39, 40 y'''') und gelangen dann, ventralwärts von der aufsteigenden Trigeminuswurzel, deren Kern und der Lateralbahn (*ill*), in den Seitenstrang des Rückenmarkes.

Der frontoventrale Bindearm zieht, gleiche Lage einhaltend wie die caudoventrale Bahn, doch in mehr koncentrirter Form, wie bereits erörtert wurde, in nach frontalwärts gekehrtem Bogen aus dem Nucleus dentatus ventralwärts (Fig. 8 y'), erreicht die Gegend des Interpeduncularganglions (Figg. 32, 33 y') und senkt sich hier in lateralster Lage in die Brücke. Es theilt sich hier ein geringeres Bündel vom Hauptbündel ab und dieses (Fig. 33 y^+) umgreift die Trigeminuswurzel (V'), um dann so die Brücke zu erreichen. In der Brücke treten dann seine querverlaufenden Fasern schichtenweise aus einander und durchsetzen in der schon oben beschriebenen Weise diese.

Wenn wir nun noch einmal die Verhältnisse bei den Fischen uns vergegenwärtigen, so ist es klar, dass der caudoventrale und frontoventrale Bindearm aus einem ganz diffusen peripheren Fasersystem sich gebildet haben und dass der caudofrontale Bindearm oder das Crus cerebelli ad pontem in Folge des Auftretens der Brücke seine koncentrirte Form erhalten musste.

Der gekreuzte Bindearm zieht, medianwärts von dem lateralen Associationssystem der Vierhügel gelegen (Fig. 33 y''), und somit auch medianwärts von den bisher besprochenen Bindearmen, aus der Kleinhirnbasis nach frontalwärts (Figg. 7, 8 y''), um nach kurzem Verlaufe aus einander fahrend mit dem der anderen Seite in der Raphe sich zu kreuzen. Diese recht ansehnliche Kreuzung liegt genau unter den Funiculi longitud. posteriores (Fig. 33 $y''k$), caudalwärts von den Oculomotoriuskernen und Wurzeln (Figg. 3—6, 25 $y''k$). Nach erfolgter Kreuzung splittern sich die Bündel im proximalsten Associationsgebiet des metameren Hirns ähnlich wie bei den Fischen auf, ohne dass man feststellen könnte, dass ein Theil wie bei der Forelle in das Zwischenhirn gerathen würde. Dies könnte der Analogie nach wohl angenommen werden.

Der frontodorsale Bindearm gelangt, wie bereits angegeben wurde, gemeinsam mit dem caudalen Bindearm aus dem Kleinhirn (Fig. 9 *y*) und wendet sich dann frontalwärts und geräth aus seiner lateralen Lage nach schräg medianem Verlauf (Fig. 25 *y*) medianwärts, um sich dann mit dem gemischten Längsfasersystem des metameren Hirns zu vermengen und der weiteren Beobachtung in Folge dessen sich zu entziehen. Er ist zweifellos homolog mit dem oberen vorderen Bindearm der Fische und da von diesem festgestellt wurde (s. I. Theil), dass er den Zusammenhang zwischen Kleinhirn und Tectum opticum, dann zwischen ersterem und solchen Centren im Zwischenhirn, die dem Opticus zum Ursprung dienen, vermittelt, so gehen wir, besonders in Anbetracht der Verlaufsrichtung auch bei der Maus, wohl nicht fehl, wenn wir dies auch von dem frontodorsalen Bindearm der Säugethiere annehmen.

Was die Bindearme des Kleinhirns der höheren Säugethiere betrifft, so giebt uns hierüber die Litteratur folgenden Aufschluss. Der caudale Kleinhirnschenkel führt zweierlei Fasern in sich; die lateral gelegenen würden, wie Bechterew sagt, jene sein, welche dem eigentlichen Corpus restiforme entsprechen würden. Die medialen Bündel sind solche, die Kleinhirnbahnen zum Rückenmark und den großen Oliven enthalten, doch auch Bahnen zu Hirnnerven, insbesondere zu dem Acusticus, aber auch Verbindungen zur kleinen Olive in sich fassen. Der gekreuzte Bindearm soll »zum allergrößten Theile gekreuzt im rothen Kerne der Haube enden« (1, pag. 305), doch soll ein Theil der Fasern auch zu ventralen Thamalusgebieten gelangen. Auch wird angenommen, dass eine Verbindung der Großhirnrinde durch Vermittelung des Crus cerebelli ad pontem mit dem Kleinhirn bestehe, doch in welcher Weise, dies ist aus keiner Beschreibung verständlich. Es würde in Zukunft gewiss mehr Klarheit über die Kleinhirnbahnen erzielt werden, wenn die Untersuchungen auch auf das Mäusehirn ausgedehnt würden.

Den Bau des Kleinhirns zu verfolgen, lag außerhalb des Rahmens dieser Studien und ich will darum auf die Vierhügel mich einlassen. Da jedoch die Vierhügel besonders durch Kölliker außer bei dem Menschen auch bei anderen Säugern ausführlichst bearbeitet wurden, so genügt es hier bezüglich der Maus mich ganz kurz zu fassen. Jede Hälfte des hinteren Vierhügelpaares wird durch einen kompakten, an seiner caudalen Hälfte abgerundeten Ganglienkern (Figg. 7, 24, 33 *kv*) ausgefüllt, welcher dann frontalwärts kontinuirlich in die Ganglienzelllage, ventralwärts von dem Kommissurensystem

zwischen den vorderen und den hinteren Vierhügelpaaren gelegen, übergeht (Fig. 3, 4). Jene Ganglienzelllage ist die Fortsetzung der Zellenlage um die Hirnhöhle herum. Der Kern des hinteren Vierhügels derselben wie der anderseitigen Hirnhälfte dient, wie schon mitgetheilt ward und von anderen Vertretern der Säugethiere her gut bekannt ist, zum Ursprung, beziehungsweise zur Endigung der Associationsbahnen (Schleifenbahnen, Aut.) des Vierhügels (Fig. 33 *amb*). Verbunden sind außerdem durch das Kommissurensystem (*c.lo*) zwischen den beiden Vierhügelpaaren auch die beiden Kerne des hinteren Vierhügels unter einander. Dieses Kommissurensystem trennt also beide Vierhügelpaare von einander, wobei es frontomedianwärts (Figg. 3, 4 *lco*) an die Commissura posterior (*c.p*) anstößt. Es liegt das vordere Vierhügelpaar (Figg. 3—7 *lo*) entlang dieser Kommissur dem hinteren Vierhügelpaar (*lo'*) bis zum Kern des letzteren, welcher ja im caudalsten Abschnitt liegt, ganz auf und nur dieser Abschnitt ragt darum zwischen dem Kleinhirne und dem vorderen Vierhügelpaar frei empor und wird nach Abtragung des Großhirnlappens sichtbar. Man kann darum das hintere Vierhügelpaar eintheilen in einen Kopftheil, der den runden Kern in sich fasst, und in einen Dachtheil, der unter dem Kommissurensystem liegt. Aus dem runden Kern gehen außer den Associationsbahnen noch zwei andere Fasersysteme hervor. Das eine haben wir bereits beschrieben. Es sammelt sich auf dem Gipfel des Kopftheiles (Fig. 7 *fd*) und zieht dann zwischen Vierhügel und Kleinhirn, sich etwas lateralwärts wendend, nach ventralwärts (Fig. 8 *fd*), um die Vierhügel u. A. mit dem Kleinhirn zu verbinden. Ein anderes ganz feines doch markfaseriges System zieht, medianwärts gelegen (Fig. 4 *lof''*), entlang unter der Ganglienzelllage bis zur hinteren Kommissur. Es vermengt sich schon vorher mit den medianen Fasern aus dem subependymalen Längsfasersystem (*vs*); das so gebildete Bündel theilt sich dann unter der Commissura posterior in ein oberes und unteres Bündel. Das obere Bündel verbleibt an genannter Stelle, das untere (*α*) aber zieht ventralwärts und zerfasert sich in dem medianen Theil des Hypothalamus.

Das vordere Vierhügelpaar liegt polsterartig auf dem Dachtheil des hinteren Paares, was auf sagittalen Längsschnitten (Figg. 4—8) sehr deutlich zu sehen ist. Es wird durch ein Längsfasersystem von dem Kommissurensystem getrennt. Es ist dies die ventrale Längsfaserlage des vorderen Vierhügelpaares, während sein dorsales Längsfasersystem in dem Ganglienkern (Figg. 31, 32 *kv*) selbst liegt. Dieser verdichtet sich medianwärts neben der Commissura

posterior zu einem Ganglion (Figg. 6, 25 *nol'*), über das wir weiter unten noch berichten wollen. Die vorderen Vierhügel dienen bekanntlich zum Ursprung des Opticus und zahlreicher kurzer Bahnen, die den Vierhügel mit verschiedenen Theilen des Zwischenhirns in Verbindung setzen und über die im nächsten Abschnitt berichtet werden soll.

Hier möchte ich mich darauf beschränken, einige Betrachtungen über die Entwicklung der Vierhügel aus dem Tectum opticum anzustellen. Das Tectum opticum der Fische, insbesondere jenes der Selachier, ist ein zwar schon specialirtes doch noch ursprüngliches Gebilde und verräth ganz unzweideutig seine Abstammung aus dem dorsalen sensorischen Gebiete des metameren Gehirns. Auch ist es bezeichnend für dasselbe, dass, während die Opticusursprungsfasern und die Verbindungsbahnen mit dem Zwischenhirn sich auf das dorsale Vierfünftel seiner Rinde beschränken, die Associationsbahnen hauptsächlich mit der ventralen Ganglienzelllage in Beziehung treten; hier erfolgt auch die Ausbildung des Dachkernes im Tectum, der ja nachweislich bei den Reptilien mit der ventralen Associationsbahn zusammenhängt. Diese Tendenz gelangt im Tectum opticum der Reptilien noch mehr zur Geltung, denn während die dorsale Rindenhälfte ganz den Opticus- und Zwischenhirnverbindungen angehört, ist die Beschränkung der Associationsbahnen auf die innere Rindenhälfte eine viel deutlichere. Es kommt hier bereits zur Differenzirung eines bestimmten Kerngebietes in der inneren Zelllage, nämlich zur Ausbildung des Ganglion lobi optici posterius (s. den II. Theil dieser Studien), welcher Kern nachweislich mit Associationsbahnen in Verbindung steht. Durch all dies ist aber der erste Schritt zu einer höheren Differenzirung des Tectum in einen hinteren und einen vorderen Abschnitt, wie wir es im Vierhügel kennen, gegeben. Freilich, und darauf möchte ich ausdrücklich hinweisen, fehlen uns in der Thierreihe zahlreiche Übergänge zwischen dem Tectum opticum der Reptilien und den Vierhügeln der Säugethiere, wie denn überhaupt, und darauf habe ich schon hingewiesen, das gesammte Gehirn der Reptilien mehr Anschlüsse an jenes der Selachier gewährt als zu dem der Säugethiere, die Monotremen einstweilen mit eingerechnet. Es lässt sich diese Lücke wohl bis zu einem gewissen Grade durch Spekulation ausfüllen, welche in diesem Falle wohl noch die Hilfe ontogenetischer Befunde beansprucht.

Ich sehe im Nucleus posterior lobi optici das erste

Stadium zur Ausbildung des Kernes im hinteren Vierhügel. Dabei könnte man sich wohl den ganzen Process der weiteren phyletischen Entwicklung so vorstellen, dass bei allmählicher Vergrößerung des genannten Kernes durch die fortschreitende Ausbildung der Großhirnrinde bedingte Koncentration im metameren Hirnboden, dem Kerne die Möglichkeit genommen wird, sich in seiner früheren ventralen Lage zu erhalten und er darum in den Raum zwischen Tectum opticum und Kleinhirn verschoben werden musste. In diesen zur Vergrößerung geeigneten Raum gelangt dann der Kern um so mehr dorsalwärts, als der fortwährende Druck durch die weitere Entfaltung des Großhirns von frontal- nach caudalwärts sich forterhält. Durch diesen Process würde aber die Ausbildung der Vierhügelform bis zu einem gewissen Grade schon erfolgt sein, denn es würde durch diesen Schub auch der oberhalb des Querfasersystems im Tectum gelegene Theil beeinflusst worden sein und musste sich in einer Weise zusammendrängen, wie er im Vierhügel vorliegt. Dabei wäre aber natürlich zu beachten, dass die Vergrößerung des hinteren Vierhügelkernes auf Kosten der ventralen Zellschicht im Tectum erfolgt. Einen Blick auf die Verhältnisse im Tectum der Emys auf sagittalen Längsschnitten (s. II. Theil Taf. XVI) kann uns dieser Process ganz gut vergegenwärtigen, besonders wenn wir solche Schnitte mit gleichen über Vierhügel (Figg. 3—9) vergleichen wollen.

II. Das prächordale Hirn.

A. Zwischenhirn.

Eine große Komplikation weist das Zwischenhirn selbst der niedersten Säugethiere im Verhältnis zu jenem der Reptilien auf. So weit es das Vereinsgebiet betrifft, so wird diese starke Sonderung durch die gewaltige Entfaltung und Differenzirung des ganzen Groß- oder Vorhirns bedingt, wobei die Hirnrinde den ersten Faktor abgiebt; so weit aber der Thalamustheil in Frage kommt, so muss für seine Differenzirung die der Retina der Anlass gewesen sein. In Folge der immer größer werdenden Entfernung der Augen von der Erdoberfläche durch höhere Stellung der Gliedmaßen, stellten sich auch höhere Anforderungen an das Sehvermögen ein, was wieder in erster Linie die Retina beeinflussen musste. Gar nicht beeinflusst von den beiden Faktoren, die auf das Zwischenhirn sonst einwirkten, blieben aber die Habenularganglien (Ganglii habenularum), warum wir denn auch diesmal mit jenen Bahnen zu beginnen haben,

welche diese Ganglien mit dem Großhirn, dem übrigen Zwischenhirn, den Vierhügeln und dem metameren Hirne verbinden.

Mit den vorderen Vierhügeln steht jedes der beiderseitigen Habenularganglien bekanntlich eben so innig in Verbindung wie bei Fischen und Reptilien mit dem Tectum opticum. Die Bahn, welche diese Verbindung besorgt, ist der sogenannte Arm des vorderen Vierhügels (Figg. 5—7 *f.cq*), der aber auch den Tractus gangli habenul. ad corpus quadrigeminum oder die Habenular-Vierhügelbahn in sich führt. Es zieht bei der Maus dieser Arm aus der ganzen dorsalen Längsfaserschicht, deren ganze Masse er fast ausschließlich bildet, medianwärts gelegen an das Ganglion habenulae (*g.h.*) und versenkt sich mit seinem oberen Theil von dorsocaudalwärts in dasselbe. Er verbindet somit das gesammte vordere Vierhügel- mit dem Haubenganglion. Obgleich diese Verbindung zwischen Vierhügel und dem gleichseitigen Habenularganglion sich einer allgemeinen Verbreitung in der Wirbelthierreihe erfreut, fand sie keine Berücksichtigung. Der ventrale Abschnitt des vorderen Vierhügelarmes gelangt bei dem Menschen in wohlbekannter Weise in die unter dem Habenularganglion gelegene dorsomediale Hälfte der Zona intermedia thalami (Fig. 21 *f.cq*) und löst sich hier auf. Hierdurch geräth auch der Thalamus in Verbindung mit den Vierhügeln.

Aus der ventrocaudalen Seite des Haubenganglions, unter der Einstrahlung der eben beschriebenen Verbindung, tritt der Fasciculus retroflexus (Meynerti) heraus. Er umgreift das Ganglion becherförmig mit seinen Fasern (Fig. 5 *f.rf*), diese koncentriren sich aber alsbald zu einem soliden Bündel, das dann in wohlbekannter Weise — wie dies auch für das Kaninchen von Edinger (3, Fig. 144) und Kölliker (19, Fig. 617) auf Sagittalschnittsbildern treffend dargestellt wurde — in ventrocaudaler Richtung zum Ganglion interpedunculare zieht, in dem dann in der wohlbekannten gekreuzten Weise die Endigung stattfindet. Während dieses Verlaufes befindet sich diese Bahn hart an der subependymalen Zelllage und somit der Hirnhöhle genähert (Fig. 22 *frt*) und behält auch caudalwärts diese Lage, hier unter dem vordersten Ende des Funiculus longitudinalis posterior (Fig. 29 *frf*) gelegen, bei. Ein Funiculus habenulae posterior, wie ich für Emys beschrieben (s. II. Theil), begegnete mir bei der Maus eben so wenig wie bei Lepus und Sciurus.

Die Habenular-Zwischenhirnbahn, welche bei Fischen und Emys noch ansehnlich war, ist bei der Maus stark reducirt. Sie zieht mit der gleichfalls stark reducirten Opticuswurzel aus dem

Habenularganglion gemeinsam lateralwärts und frontal von dem Funiculus retroflexus aus dem Ganglion tretend (Fig. 21 *f.hab*), unter dem Nucleus dorsalis thalami (*Ndt*) gelegen lateralwärts, umgreift dann von oben den Nucleus latero-posterior thalami (*Nlt*), und zieht dann zwischen der Thalamuswurzel des Opticus (*opt''*) und dem basalen Vorderhirnbündel (*bvhb*) gelegen, wie bei Emys ventralwärts, um dann im Infundibulartheil des Zwischenhirns der weiteren Beobachtung zu entgehen.

Der Tractus olfacto-habenularis und der T. cortico-habenularis bilden zusammen wesentlich die Taenia thalami. Es zieht frontalwärts aus dem Habenularganglion der Maus, der dorsofrontalen Fläche des Thalamus medianwärts auflagernd und dann weiter vorn auch über den Nucleus dorsalis thalami (Fig. 6 *Ndt*), ein Faserbündel ventralwärts bis zum hinteren Bündel der Commissura anterior (*ca'*). Unter diesem Bündel lagert aber noch ein anderes Bündel, das aus dem Nucleus dorsalis thalami stammt (Figg. 5—7 *f'*, *f'''*) und mit jenem Bündel weiter nichts gemein hat als die Lage, denn obgleich es manchmal den Anschein hat, wie wenn auch dieses Bündel aus dem Haubenganglion käme (Fig. 5), so sieht man auf weiter abwärts gelegenen Schnitten doch recht gut (Fig. 6—7), dass dem nicht so ist. Es bilden aber beide Faserbündel zusammen jenen bandförmigen Faserzug, den man kurzweg als Taenia thalami bezeichnet. Jener aufliegende Faserzug, welcher aus dem Habenularganglion kommt, verhält sich nun auf folgende Weise. Eine laterale Portion (Fig. 7 *oh'*) löst sich medianwärts vom Funiculus striati (Figg. 13, 14, 16, 17 *f.st*) im Ganser'schen Basalganglion (*bg*) auf, während der mediane Theil (Figg. 5—6 *oh*) sich der Commissura anterior anlagert. Der nicht gekreuzte Abschnitt des Bündels ist der Tractus olfactohabenularis. Seine Fasern verbleiben aber nur zum geringen Theil im Basalganglion und die meisten derselben durchsetzen nur dieses (Fig. 7 mit schwarz), um dann in das ventralwärts vom Basalganglion gelegene Ganglion areae olfactoriae (*g.a.o'*) zu gelangen. Besonders deutlich ist dies aus Querschnitten zu ersehen (Fig. 18), an denen man auch erkennt, dass ein großer Theil der in das Ganglion areae olfactoriae (*g.a.o'*) gelangenden Fasern (*oh*) hinter dem Streifenhügelkopf hierher gelangen. Das Ende dieses Bündels ist identisch mit Kölliker's (19, Fig. 797 *U.st*) unterem Thalamusstiel. Es lässt sich somit dieses Verhalten des Tractus olfactorio-habenularis ganz gut in Einklang bringen mit den Verhältnissen bei den Reptilien, besonders wenn wir in Erwägung ziehen, dass das Ganglion areae

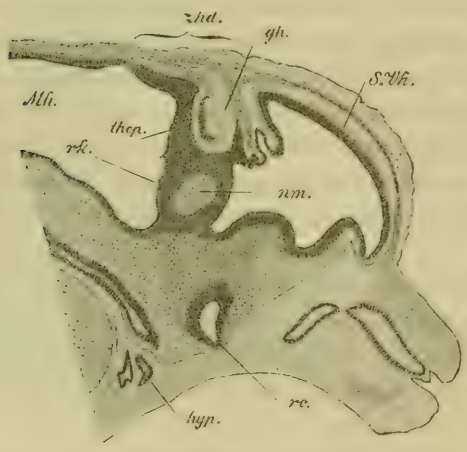
olfactoriae posterius der Säugethiere eine bei dieser Thierklasse aus dem hinteren, also präoptikalen Bezirk der Area olfactoria durch Koncentration entstandene Bildung ist, und dass der Tractus olfactorio-habenularis der Reptilien in jenem Bezirke seinen Anfang nimmt.

Der mediane, der Commissura anterior sich anschließende Theil des Bündels aus dem Habenularganglion (Figg. 5, 6) gestattete mir nicht, denselben weiter zu verfolgen. Es ist, glaube ich, hier aber nur an eine Möglichkeit zu denken, nämlich an die, dass dieses Bündel dem Tractus cortico-habenularis der Reptilien entspricht und durch die starke Verschiebung jenes Großhirnmanteltheils nach ventralwärts bei den Säugethieren, in welchen sich das Bündel bei den Reptilien einsenkt, nach ventralwärts verschoben wurde und der ohnehin von ihm nicht weit entfernten Commissura anterior (s. II. Th., Fig. 7) bei den Säugethieren sich anlagert. Aus jenem Manteltheil der Reptilien hat sich aber zweifellos der Lobus pyriformis im Laufe der Phylogenese entfaltet, und so wäre es denn möglich, dass die Fasern aus dem Habenularganglion, der Kommissur anlagernd, mit deren gleichseitigen Hörnern dorthin gelangen. Es würden dann diese Fasern unter jenen enthalten sein, die man, aus der hinteren Kommissur zum Lobus pyriformis gelangend, schon seit Ganser her gut kennt.

Die Habenularganglien sitzen je einem komplicirten Thalamus opticus auf. Die einfacheren Verhältnisse bei Emys gewähren den Schlüssel zum näheren Verständnis des Thalamusbaues der Säugethiere. Die wesentliche Differenzirung des Thalamus bei Emys besteht darin, dass er in einem inneren, den Nucleus magnus, und einen diesen rindenförmig umgebenden, den Rindenkern zerfällt. Ersterer steht in direkter Beziehung mit dem Großhirn und dient außerdem dem Opticus zum Ursprunge, auch verbindet er sich mit dem Tectum opticum. Der Rindenkern, in dem frontalwärts schon eine Differenzirung, das Ganglion des Rindenkernes, auftritt, dient wesentlich zur Verbindung mit dem Infundibulartheil des Zwischenhirns und mit dem metameren Hirn. Auch ontogenetisch lässt sich für die Säugethiere diese ursprüngliche Differenzirung nachweisen. Meine Beobachtungen beziehen sich auf zwei Rehembryonen; es sind dies dieselben, von denen auf Taf. XXVI die zwei medianen Sagittalschnitte herrühren. An lateralen Sagittalschnitten von dem Embryo von 1,7 cm war lateralwärts vom Zwischenhirndache (Textfigur 1 *zhd*; vgl. dazu auch Fig. 49 *zhd*) dorsalwärts das Ganglion habenulae (*gh*) und ven-

tralwärts davon der ganze Thalamus angelegt. An diesem ließ sich ganz deutlich ein heller tingirter Kerntheil (*nm*) von einem Rindentheil (*rk*) gut unterscheiden. Letzterer setzte sich kontinuirlich in die innere Schicht der Hirnanlage fort. Dieses ontogenetische Stadium würde somit ganz gut dem phyletischen der Emys entsprechen. Die Verhältnisse bei dem 3,5 cm langen Embryo schlossen sich zwar nicht direkt an jene des früheren an, doch ließen sie noch einen Kerntheil (Textfig. 2) und einen Rindentheil am Thalamus erkennen. Frontalwärts war die »Taenia thalami« (*tt*) schon angelegt und der Kerntheil (*nm*) repräsentirt hier lateralwärts möglicherweise schon den Nucleus lateralis[1].

Fig. 1.



Die Nuclei optici laterales (N. geniculati, Aut.) treten bereits bei den Fischen auf und können darum nicht in den Bereich der fortschreitenden Differenzirungserscheinungen des Zwischenhirns mit einbezogen werden.

Wir werden bei der Betrachtung des Thalamus der Säugethiere stets darauf zu achten haben, welche Thalamusganglien aus dem Rinden- und welche aus dem Kerngebiet des einfachen Reptilienthalamus sich differenzirt haben, was an der Hand der verschiedenen Verbindungen leichter gelingt, als bei dem großen Abstand zwischen Reptilien- und Säugerthalamus es sonst möglich wäre.

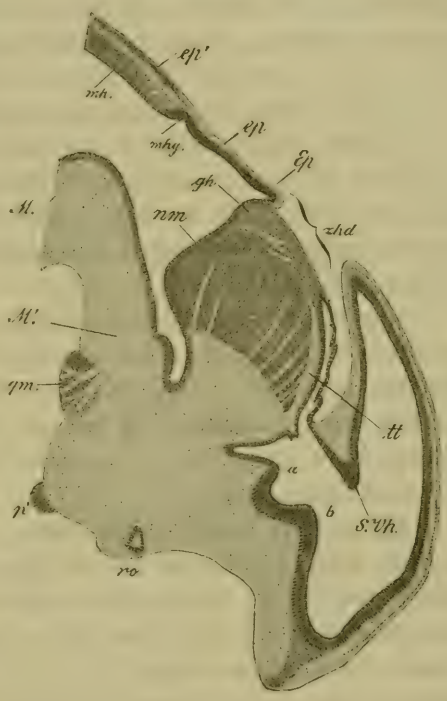
Um diese komplicirten Verhältnisse möglichst klar zu legen, halte ich es für angezeigt, ohne mich erst auf die Litteraturangaben über den Thalamusbau des Menschen aber auch anderer Säuger ein-

---

[1] Bei dieser Gelegenheit möchte ich darauf hinweisen, dass meine Behauptung, die Commissura posterior gehöre nur zum Theil dem metameren Hirne (Tectum opticum), sein vorderer Theil aber dem Zwischenhirne an (s. I. Theil), sich gut nachweisen lässt. Denn während letzterer (Fig. 50 *cp* und Textfig. 2 *cp*) aus dem hinteren Theil des Zwischenhirndaches (Fig. 49 *zhd* und Textfig. 1 *zhd*) sich entfaltet, entsteht der hintere Theil der Kommissur aus dem frontalen Viertel des Tectum opticum (*cp'*).

zulassen — obgleich ja über den Thalamus des Kaninchens von Nissl (22) und Kölliker (19) ausführliche Beschreibungen vorliegen — die Thalamuskerne im Allgemeinen bei der Maus zu schildern und dann erst die mitgetheilten Zustände mit den Litteraturangaben zu beleuchten. Selbst bei der Maus lässt sich nicht überall an jedem beliebigen Schnitte der principielle Bauplan des Emysthalamus zur Anschauung bringen, dazu sind eben die Verhältnisse schon zu vorgeschritten und wir müssen darum nur ganz bestimmte Schnitte zu unserer Demonstration verwenden. Mediane Sagittalschnitte, die bereits das Habenularganglion getroffen haben (Fig. 4), lassen ganz deutlich das gleiche Verhalten erkennen wie bei Emys im ganzen Thalamus; es liegt ein Kerntheil (*th.o*), umgeben von einem Rindengebiete, uns vor. Auch horizontale Längsschnitte unterhalb der Haubenganglien im Falle einer nur leisen Tinktion, wodurch verhindert wird, dass die einzelnen Kernabschnitte sich von einander deutlich abheben (Fig. 26), lassen einen Kerntheil von ganz runder Form (*th.o*) deutlich von einem, wenigstens medianwärts erkennbaren, Rindentheil sich abheben. Kein Querschnitt gewährt ein Bild, dass diese Anordnung in dieser Deutlichkeit erkennen ließe. Werthvoll ist aber jedenfalls der Umstand, dass, wenn auch nur stellenweise, die ursprüngliche Anordnung noch zum Vorschein tritt. An der Hand dieser Stellen und mit Hilfe der Faserverbindungen der einzelnen Kerne lässt es sich für die meisten dieser Kerne feststellen, aus welchem der zwei ursprünglichen Kerngebiete sie herrühren. So gehört der Nucleus dorsalis thalami gewiss dem ursprünglichen Rindenkerne an. Es liegt dieser Kern dorsofrontal auf dem Thalamus (Figg. 18, 21 *Ndt*) und bildet an der

Fig. 2.



Stelle, wo die sogenannte Taenia thalami senkrecht ventralwärts abfällt, eine kleine knotenförmige Erhabenheit auf dem Thalamus (Fig. 6 *Ndt*). Etwas weiter caudalwärts, an der Stelle, wo die Fimbria sich in den Lobus pyriformis versenkt (Fig. 21), liegt dieser Theil des Dorsalkernes medianwärts dem Nucleus opticus lateralis oder dem äußeren Kernkörper der Autoren (*nol*) fest an, doch unterscheidet er sich von diesem an guten Tinktionspräparaten durch seine blassere Färbung. Von dieser Stelle an verbreitert sich der Dorsalkern frontalwärts derartig, dass er in der Gegend des frontalen Endes vom Nucleus opt. lateralis (Fig. 20) fast bis zum Haubenganglion reicht (*Ndt*); hier zeigt er an seinem medianen Rande eine tiefer färbbare Partie. Noch weiter frontalwärts verschmälert sich unser Kern sehr und knapp vor seinem knotenförmig hervorragenden Vorderende (Fig. 18 *Ndt'*) langt er tief in das Innere des Thalamus vermöge seines Umfanges, hier fast an das frontale Ende des vorderen Lateralkernes (*Nlt*) reichend.

Ein zweiter dem medialen Ringkerngebiet angehörender Thalamuskern wäre der Nucleus medianus thalami oder Kölliker's Nucleus centralis griseus thalami. Da meine Bezeichnung meiner Ansicht nach passender ist, da der Thalamus in seinem Centrum diesen Kern nicht birgt, so ziehe ich die erste Benennung der Kölliker'schen vor.

Dieser Kern hat in seiner Mitte im Querschnitt eine längsovale Gestalt (Fig. 18 *Nct*) und ist in seiner Gesammtform seinem Querschnitt gleichend, doch läuft sein dorsocaudales Ende knopfförmig aus (Fig. 19 *Nct*). Der Kern liegt inmitten des sogenannten Graues im frontalen Ende (Fig. 26 *Nct*) des Thalamus, nach frontalwärts zu unter den Habenularganglien sich vorwölbend. Unter dem verdickten Vorderende des Dorsalkernes, dem sogenannten Tuberculum anterius thalami (Fig. 18 *Ndt*), liegt ein ovoider Kern im frontalen Theile des Thalamus. Er (*Nf*) ist mit seiner längsten Achse etwas lateralwärts zu gerichtet, so dass diese Achse unter spitzem Winkel die Längsachse des Gehirns trifft. Ich nenne diesen Kern den Frontalkern, Nucleus frontalis thalami, und will gleich hinzufügen, dass er der phyletisch älteste unter den Kernen des Rindenkerngebietes des Thalamus ist, denn er ist nicht nur was die Lage, sondern auch was gewisse Verbindungen bezeugen, homolog mit dem Ganglion des Rindenkernes von Emys (s. II. Theil, Fig. 7 *thö*). Caudalwärts besitzt er einen runden Vorsprung, von dem bereits mitgetheilt war, dass er (Figg. 19, 20 *Nf*) zuerst unter dem Dorsalkern gelegen, bis

zur Vereinigung der beiden Kernhälften des unteren Schalenkernes reicht. Der ganze Kern imbibirt sich mit Karmin sehr intensiv.

Den lateralen Abschluss des Rindenkerngebietes bildet das Ganglion hypothalamicum medium, doch haben wir vollen Grund zu der Annahme, dass er nur zu einem Theil sich aus dem Rindenkerngebiet herausdifferenzirt hat, einen großen Zuschuss aber aus dem Vereinigungsgebiet vom Infundibulartheile des Zwischenhirns (Hypothalamus) erhalten hat. Somit ist er nur in diesem Sinne dem Thalamus beizuzählen. Dieser Kern liegt als schalenförmiges Gebilde mit seiner konkaven Seite nach einwärts gekehrt lateralwärts dem Lateralkern (Fig. 20 *Nlt*) fest an, diesen von außen umgreifend (*ghy*). Oberhalb der Commissura postoptica, wo der hintere Lateralkern am mächtigsten, ist auch das Ganglion hypothalamicum medium am stärksten entfaltet. Es besteht aus mittelgroßen Ganglienzellen, die reihenweise, entsprechend der Biegung des Kernes, angeordnet sind. An besagter Stelle, wie denn auch überall, ist es medianwärts dick, verschmälert sich aber nach lateralwärts allmählich keilförmig und seine schmale Seite reicht zwischen dem Lateralkern und dem basalen Vorderhirnbündel (*bvhb*) weit dorsalwärts bis zur Stelle, wo der frontale Abschnitt des Funiculus thalamo-prosencephalicus dorsalis (*f.th.p.d*) in den Lateralkern tritt. Medianwärts reicht hier der Kern, zwischen Thalamus- und Infundibulartheil gelegen, weit nach innen, doch berühren sich die beiderseitigen Kerne nicht, sondern enden wie abgestutzt. An ihrem inneren Ende, oder besser Rande, befindet sich hier ein großzelliger, sehr kleiner Kern (*α*). Caudalwärts in der hinteren Gegend der Habenularganglien und vor der Stelle, wo die verschiedenen Fasersysteme aus dem metameren Hirn etc. in das Zwischenhirn sich ventralwärts senken (Figg. 21, 22), ist nur noch der laterale Theil vom Ganglion hypoth. med. vorhanden (*ghy*) und auch dieser hört nun auf. Frontalwärts reicht dieser Kern bis zum hinteren Ende des Lateralkernes (Fig. 19), ist hier jedoch ganz schmal (*ghy*) und liegt zwischen den basalen Vorderhirnbündeln und dem sogenannten Stratum reticulatum (Arnold), welch letzteres hier nun als Längsfaserlage den Platz des hinteren Lateralkernes einnimmt. Ventrolateralwärts wird der Kern durchbrochen vom Funiculus thalamo-prosencephalicus ventralis (unterer Thalamusstiel, Aut.) (*f.thp.v*). Allmählich hört nun das Ganglion hypoth. med. auf, so dass es den vorderen Rand des Thalamus nicht mehr erreicht.

So weit meine Erfahrung reicht, hört die Reihe derjenigen Kerne,

welche sich aus dem Rindenkerngebiete haben bilden können, mit dem oben beschriebenen Ganglion auf, wenngleich auch bei einigen der noch zu beschreibenden Kerne ein gewisser kleiner Theil aus jenem Gebiete sich zugeschoben hat. So finde ich vorn lateral von den Habenularganglien noch je einen kleinen Kern, der sich nach innen in den Thalamus hinein erstreckt (Fig. 18 *ni*), weiter hinten aber dann in den oberen Schalenkern (Fig. 19 *Nc*) fortsetzt und diesem wohl angehört. KÖLLIKER hat ihn beim Kaninchen als Nucleus intermedius bezeichnet, ich rechne ihn zum oberen Schalenkern. Dieser hat eine nach dorsalwärts konkave Gestalt und ist bandförmig; er ist in so fern unpaar, als die beiden Seitenhälften medianwärts kontinuirlich zusammenhängen und zwar nicht durch Querfasermasse, sondern durch ihre ununterbrochene Ganglienzelllage. Dieser Kern liegt gleich hinter den Nuclei mediales thalami in derselben Querebene. In gleicher Querebene liegt der hintere Schalenkern (Fig. 19 *Nc'*), der zwar Anfangs aus paarigen jederseitigen Stücken besteht, weiter hinten verschmelzen aber diese Stücke medianwärts mit einander (Figg. 20, 21 *Nc'*). Er umgreift jederseits mit seiner lateralen Seite von außen das frontale Ende des dorsalen Kernes (Fig. 19 *Ndt*) und das diesem von unten anliegende caudale Ende des Frontalkernes (*Nf*). Die beiden Kernhälften verbinden sich dann wie gesagt caudalwärts in der Gegend des Lateralkernes mit einander und an der verdickten medianen Verbindungsstelle sind nicht bloß spärlich gelagerte Ganglienzellen vorhanden, sondern auch markhaltige, feine Querfasern.

Die laterale Hälfte jedes Thalamus wird von dem Lateralkern (Nucleus lateralis, KÖLLIKER) eingenommen. Er bildet auch den lateralen Theil des inneren Kerngebietes im Thalamus und hat sich aus dem lateralen Theil des Nucleus magnus der Reptilien differenzirt. Er ist eine mächtig hohe, doch verhältnismäßig schmale Ganglienmasse (Fig. 20 *Nlt*) mit lateralwärts etwas konvexem, medianwärts klein wenig konkavem Rande und ist nicht nur vermöge seiner dicht gestellten Ganglienzellen, als vielmehr durch die starke Färbbarkeit des Zwischengewebes seiner Umgebung gegenüber scharf begrenzt. Sein medioventraler Rand reicht bis oberhalb des medianen Randes vom inneren Hypothalamuskern, und an diesem seinem Rand läuft entlang nach caudalwärts ein kompaktes Bündel (*f*), dessen wir weiter unten noch gedenken werden. Bald hinter der Querebene, in welcher die Commissura postoptica liegt, wird der Lateralkern immer kleiner (Fig. 21 *Nlt*), so dass nur sein allerdistalstes Ende noch die caudale Begrenzung des Thalamus erreicht.

Zum Gebiet des ehemaligen Nucleus magnus gehören außer dem Lateralkern und den beiden Schalenkernen noch zwei andere Kerne. Der eine von diesen nimmt die mediale Hälfte des ganzen Kerngebietes ein und ist eigentlich ein diffuses Kerngebiet, in dem ja auch die beiden Schalenkerne liegen, und so weit sie nicht Theile vom Rindenkerngebiet peripherwärts in sich schließen, sich aus jenem diffusen Gebiete herausgebildet haben. Letzteres möchte ich in Anbetracht seines ganzen Wesens nicht als umschriebenen Kern, sondern als Zone, Zona intermedia thalami (Figg. 20, 27 *Zi*), bezeichnen.

Caudalwärts wird der ehemalige Nucleus magnus vervollständigt durch eine feinpunktirte, etwas ovale Stelle (Fig. 26 *Np*), und diesem zarten Gewebe lagern sporadisch etwas größere Ganglienzellen ein, wie die in der Zona sind. Diese Stelle fällt wenigstens lateralwärts, auch an bloßen Weigert'schen Präparaten, dadurch auf, dass die Faserstrahlung vor ihr aufhört markhaltig zu sein (Figg. 8, 9). Es ist also wohl Grund für die Annahme vorhanden, dass diese Stelle im Thalamus eine specialisirte sei. Vorläufig möge sie als Nucleus posterius thalami angeführt werden.

Der Thalamus des Menschen hat eine gewisse Koncentration erfahren, die jedoch keine so hochgradige ist, dass der Vergleich der Thalamuskerne mit jenem der Maus ohne Vermittelung nicht möglich wäre. Außer der Koncentration erfuhren die Thalami aber auch noch eine andere Veränderung, welche darin besteht, dass sie fest an das betreffende Striatum heranrückten und fester sich an die sogenannte Capsula interna anschmiegen, wie an deren Homologon bei niederen Säugethieren. Dadurch mussten auch die beiden Thalami etwas aus einander rücken, was ja thatsächlich der Fall ist, denn nun beschränkt sich ihre frühere innige Verwachsung medianwärts mit einander auf die Commissura mollis. Dabei erfolgte eine gewisse Koncentration auch in Folge der höheren Potenz der Großhirnrinde. In Folge der Koncentration ist eine Verschmelzung zweier bei der Maus getrennter Kerne und in Folge der Differenzirung eine bessere Umgrenzung in unserer Zona thalami eingetreten. Der Nucleus dorsalis der Maus verwächst mit unserem Nucleus frontalis zu einem, geweblich offenbar von einander unterscheidbaren Ganglion, das Kölliker als der letzte ausführlichste Autor über den Thalamus, unter dem Namen Nucleus dorsalis anführt. Der Nucleus lateralis erfährt keine tiefgreifenden Veränderungen, dafür ist unsere Zona intermedia besser umgrenzt und führt nun den Namen medialer oder innerer Kern. Jener Kern, den Kölliker (19, pag. 536) den »mittleren«

nennt, ist identisch mit dem von Luys entdeckten Centre médian und hat seine Lage »in der Höhe des Trigonum habenulae und der Commissura posterior«. Gleich unter ihm liegt der Nucleus arcuatus. Da ein caudaler oder hinterer Kern bei dem Menschen nicht vorkommt, so ist nur die Annahme zulässig, dass diese beiden Kerne eine Differenzirung des hinteren Thalamuskernes der Maus sind. Freilich sind diese Kerne stark nach vorwärts verschoben worden, was aber in diesem Falle an der Sachlage nichts ändert, denn dieses Vorwärtsdrängen ist auch dadurch bewiesen, dass bei dem Menschen u. A. auch der sogenannte rothe Kern aus dem metameren Hirne, seine früher caudale Lage aufgebend, nun medianwärts von dem mittleren Thalamuskern und dem Nucleus arcuatus, doch mit diesen wenigstens mit seinem vorderen Theil, in gleicher Querebene liegt.

Kölliker hat den Vergleich der Kerne des menschlichen Thalamus mit jenen des Kaninchens durchgeführt und dabei Nissl's Benennungen mit berücksichtigt. Nissl's Nomenklatur ist aber unzutreffend, der gegenüber jene Kölliker's als viel brauchbarer erscheinen muss. Bezüglich Nissl's Nomenklatur verweise ich auf Kölliker. Vor Allem stellt Kölliker die Homologie seines Dorsalkernes[1] und Lateralkernes mit den gleichen Ganglien des Kaninchens fest, wobei für ihn leitend der Umstand war, dass auch aus dem Dorsalkern des Kaninchens das Vicq d'Azyr'sche Bündel entspringt und in dem Lateralkern dieses Nagers die laterale Strahlung aus der Großhirnrinde sich verbreitet. Unser Ganglion hypothal. medium hat Kölliker gesehen, doch ungenau beschrieben, er nennt ihn Substantia innominata. Sonst ist aber der übrige Vergleich unzutreffend und darum hier, um den Leser nicht zu belasten, zu übergehen und ihn auf die ausführliche Beschreibung zu verweisen (19, pag. 542—550).

Hier hätten wir nun die Bahnen des Thalamus zu verfolgen. Das Bündel, welches unter dem Namen Taenia thalami oder auch Striae medialis thalami bekannt ist, umfasst nicht nur die olfacto-habenularen und cortico-habenularen, weiter oben beschriebenen Bündel des Habenularganglions, sondern auch noch die Verbindungsbahnen aus den dorsalen und frontalen Kernen des Thalamus. Bezüglich dieser Bahnen giebt weder Edinger's abgebildeter Sagittalschnitt vom Kaninchenhirn (3, Fig. 144) noch die gleichen schönen Abbil-

[1] Ob die Verschmelzung des Dorsalkernes mit dem Frontalkern bereits bei dem Kaninchen erfolgt sei, ist mir unbekannt, jedoch unwahrscheinlich.

dungen Kölliker's (19, Figg. 638, 639, 643) befriedigenden Aufschluss. Beide kennen in der Taenie nur den Tractus olfacto-habenularis. Bei der Maus ziehen nach eigenen Befunden aus dem frontalen Thalamuskerne zahlreiche Einzelbündelchen, mit einander konvergirend unter dem Tractus olfacto-habenularis gelegen, am frontalen Thalamusrande caudalwärts und vereinigen sich alsbald zu einem kompakten Bündel (Fig. 7 *f'*), das dann etwas oberhalb und lateralwärts von der Columna fornicis gelegen (Figg. 18—20 *f'*), zum Ganglion oder Corpus mammillare zieht (Fig. 7 *g.m*) und sich in dessem lateralen Kern (Fig. 29 *glcm*) gemeinsam mit anderen Fasersystemen auflöst. Es ist der Fasciculus thalamo-mammillaris inferior, der sein Homologon bei Emys in dem gleichnamigen breiten Bündel besitzt (II. Theil, Fig. 7 *dv*), das aus dem Ganglion des Rindenkernes in das Vereinigungsgebiet des Zwischenhirns gelangt. Es ist dies ein Beweis für die Homologie dieses Kernes des Reptils mit dem frontalen Thalamuskern der Maus. Ein medianer Theil des Fasciculus (Fig. 5 *f'''*) legt sich mediodorsalwärts dem Corpus fornicis in diffuser Form an und erreicht so seinen mit der lateralen Portion gleichen Bestimmungsort, doch gelangt ein Theil seiner Fasern weiter caudalwärts in das gemischte Längsfasersystem des metameren Hirns, und darum ist dieser Bündeltheil mit der lateralen dorsoventralen Bahn der Emys zu vergleichen, der er entspricht. Ob diesem Bündeltheil möglicherweise auch Fasern aus dem Dorsalkerne beigemengt sind, wäre bei seiner Lagerung wohl möglich, doch konnte ich dies nicht feststellen.

Aus dem dorsalen Kerne zieht ein Bündel, zum Theil zwischen den beiden Wurzelportionen des vorigen Bündels gelegen (Fig. 6), hinunter zum caudalen Theil des Ganglion hypothalamicum mediale (*ghy*); ein gleiches Bündel scheint auch aus dem frontalen Kern hierher zu gelangen (Fig. 7). Dieses Verhalten legt die große Verwandtschaft beider Thalamuskerne, nämlich des N. frontalis und dorsalis sehr nahe. Es hat diese Verbindung sein Homologon in der Thalamus-Zwischenhirnbahn der Fische und Reptilien und mag auch bei der Maus denselben Namen führen. Bei Emys (II. Theil, Fig. 10 *tz*) gelangt diese Bahn in den seitlichen Theil des Vereinigungsgebietes, von dem ja ein guter Theil des hypothalamen Mediangangliens der Maus entstanden zu denken ist. Andere Fasersysteme kenne ich aus diesen Kernen nicht.

Die anderen caudalwärts ziehenden oder von dort zum Thalamus gelangenden Bahnen beziehen sich auf das Gebiet des Nucleus magnus.

Es ist gleich vorauszuschicken, dass es sich hier zweifellos in den verschiedenen Bahnen um Differenzirung einer einzigen Thalamusbahn von Emys handelt, um jene des Fasciculus thalamo-mammillaris superior (Fig. 7 *dv'*), welcher, aus dem Nucleus magnus kommend, ventrocaudalwärts zieht. Mit der Differenzirung des Kerngebietes in verschiedene Kernbezirke erfolgte auch naturgemäß jene seiner zwar scheinbar einheitlichen, in Wirklichkeit mehrwerthigen Bahn. Die erste Differenzirung war wohl die in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt, die möglicherweise bei Monotremen noch erhalten sein könnte. Dann blieb der obere Abschnitt einheitlich, doch theilte sich der ventrale je nach seinem Bestimmungsort in mehrere Portionen, und in diesem Vorgang spielt sich so zu sagen vor unseren Augen eine scheinbare Vermehrung von Bahnen ab. Es zeigt uns dieser Vorgang sehr deutlich, dass neue Bahnen im Gehirne nie entstehen, sondern stets vorgebildet sind und nur durch Trennung von primären Kerngebieten in sekundäre Theilcentren, zur selbständigeren Geltung gelangen. Fragen wir aber nach dem Grunde, welcher die Veranlassung der Differenzirung der diesbezüglichen Kerne war, so kommen wir abermals zurück auf den Hauptgrund zahlreicher sekundärer Sonderungen im ganzen Gehirne, nämlich auf die höhere Arbeitstheilung in der Großhirnrinde.

Der obere Abschnitt (Figg. 6, 7, 25 *dv*) entspringt scheinbar aus dem caudalen Opticuskern. Bei seinem Abgange umfasst dieses Bündel den hinteren Kern von oben, lateral und medianwärts kelchförmig, d. h. strahlt von diesen drei Seiten in denselben ein. Dann vereinigen sich die Fasern außerhalb des Thalamus zu einem lockeren Bündel, das zu Anfangs unter dem vorderen Vierhügelpaar gelegen, einen Bogen beschreibend (Fig. 7), zum mittleren Theil des zweiten Kommissurensystems (Figg. 3, 31 c^2) oberhalb des Interpeduncularganglions gelangt, dort mit dem der anderen Seite kreuzt und dann mit dem unteren Oculomotoriuskern oder dem sog. Nucleus ruber (Fig. 31 *III.vk'*) in Verbindung tritt. Ob dabei auch eine ungekreuzte Verbindung mit dem gleichseitigen Kern besteht, vermochte ich nicht zu entscheiden, doch, in Anbetracht eines Befundes von Kölliker bei dem Menschen, wäre dies leicht möglich. Er beschreibt nämlich eine Verbindung zwischen dem sog. rothen Kern derselben Seite und dem Centre médian von Luys (19, pag. 537), welcher Kern ja unserem caudalen Kern der Maus entspricht. In Anbetracht dieser Befunde

kann die eben beschriebene Bahn die Thalamo-Oculomotoriusverbindung genannt werden.

Die ventrale Hälfte des differenzirten Fasciculus thalamo-mammillaris superior zerfällt in ein dorsales und ein ventrales System. Beide Systeme ziehen Anfangs, medianwärts am Rande des lateralen Kernes ein einheitliches Bündel (Figg. 20, 21 *f*) bildend, nach caudalwärts und zerfällt dann dieses Bündel in mehrere Abschnitte. Der mediane Abschnitt ist ein einheitliches, Anfangs sehr breites Bündel und ist darum an mehreren Schnitten der sagittalen Schnittserie anzutreffen (Figg. 5—7 *f*); es zieht nach caudalwärts und gelangt in das Ganglion s. Corpus mammillare und ist identisch mit dem Fasciculus thalamo-mammillaris oder dem Vicq d'Azyr'schen Strange der Autoren. Obgleich es den ersten Namen verdient, so schlage ich doch vor, in Anbetracht des Umstandes, dass dieser Name für das gemeinsame Bündel bei Emys vergeben ist, seinem Namen noch hinzuzufügen »superius secundarius« oder den Namen Vicq d'Azyr'scher Strang schon der Kürze halber zu gebrauchen.

Sowohl der Vicq d'Azyr'sche Strang als die dorsalen Bündel des Systems entspringen gemeinsam aus dem Thalamus und zwar aus dessen frontaler Hälfte. Sie entspringen nicht nur aus dem frontalen Theil des lateralen Kernes, sondern auch aus demselben Theil der Zona intermedia. Dann ziehen die einzelnen Faserbündelchen ventralwärts (Fig. 7 mit Roth) und indem sie an der ventralen Seite des Thalamus, also immer medianwärts vom Nucleus hypothal. medius, in schönen Bogen ventralwärts biegen, vereinigen sie sich für eine kurze Strecke in ein bereits erwähntes gemeinsames Bündel. Es gelangen somit Ursprungsfasern aus dem Nucleus dorsalis thalami, wie Edinger meint (3, pag. 260), nie in diese Bündelsysteme.

Der Vicq d'Azyr'sche Strang liegt vor dem Corpus mamillare zwar dorsomedial (Fig. 22 *f*) von der Columna fornicis (*Cf*), gelangt aber dann ganz medianwärts von dieser zu liegen und erreicht so das Corpus mammillare. Hier begiebt er sich in den medialen Theil des unpaaren Kernes vom Corpus (Fig. 29 *f*), — wie dies auch aus Kölliker's zahlreichen Abbildungen von dem Corpus mammillare sehr deutlich zu ersehen ist —, wo er sich aufsplittert.

Die oberen Systeme gleichen Ursprungs wie der Vicq d'Azyr'sche Strang nenne ich Fasciculus thalamo-epencephalicus. Er hebt sich in einer lateralen (Fig. 14 *f''*) und einer medianen Portion vom gemeinsamen Bündel ab, doch vereinigt sich dann ersteres mit letzterem zu einem gemeinsamen Bündel (Fig. 7 *f''*). Zuerst giebt nun dieses

Bündel einen geringeren Theil von sich ventralwärts ab, der sich dann im ersten Kommissurensystem (Fig. 3 C^1) der hinteren Zwischenhirnwand kreuzt, das weitere Verhalten mir aber unbekannt blieb. Der weit größte Theil des Fasciculus thalamo-epencephalicus — ganz vermengt mit anderen Systemen des postthalamen Zwischenhirns und darum nur auf sagittalen und horizontalen Längsschnitten verfolgbar (Figg. 7, 26 *f''*), auf Querschnitten aber unkenntlich — begiebt sich über die betreffenden Kommissurensysteme hinweg in die Brücke, legt sich hier der Pyramidenbahn fest an und bildet mit dieser zusammen ein scheinbar gemeinsames Bündel. Seine Fasern lassen sich aber doch bis zur hinteren Brückengegend an manchen Schnitten im Zusammenhange verfolgen und ich habe sie auch an dieser Stelle mit Roth eingezeichnet. Ein Theil von ihnen mag wohl die Brücke ungekreuzt mit dem Thalamus verbinden, der andere jedoch kreuzt ganz sicher in der Brücke und gelangt somit in die anderseitige Hälfte derselben.

Eine andere Verbindung, vermittels welcher der Thalamus mit ventralen Gebieten in Beziehung tritt, ist unser Fasciculus epiopticus. So viel ich ersehe, ist dieses Bündel nirgends als aparter Zug angeführt und wird vielfach mit dem Fasciculus olfactorio-habenularis kurz als Taenia oder Stria zusammengeworfen. Es mag wohl sein, dass er mit jener Bahn bei Fischen und den Reptilien gemeinsam verläuft und dort von jener nicht zu trennen ist, bei der Maus hat er sich aber gänzlich getrennt. Er entspringt fast aus dem gesammten Thalamus, aus dem Nucleus dorsalis, dem N. medianus (Fig. 18 *hp*, Violett), sowie aus dem gesammten Thalamus (Figg. 5—7, Violett). Seine Fasern sind ungemein fein, doch zumeist markhaltig; durch die Feinheit unterscheiden sie sich von allen übrigen Fasern des Thalamus. Medianwärts von der Columna fornicis (in Fig. 7 ist dieses Bündel von jenem Präparat, nach dem Fig. 6 entworfen wurde, nur der Deutlichkeit wegen eingetragen worden) zieht das vereinigte Bündel ventralwärts und splittert sich dann in der ganzen Gegend des Chiasma und Commissura postoptica fast lateralwärts von der Hirnhöhle (Figg. 18, 19 *hp*) auf. Ventralst am Hirnboden und jederseits lateralwärts von der Lamina postoptica befindet sich je eine gangliöse Anhäufung (Figg. 20, 21 *cm'''*), welche sich dann in das Corpus mammillare fortsetzt (Fig. 22 *cm''*) und auch mit dieser treten die Fasern dieses Fasciculus in Verbindung (Fig. 20 mit Violett).

Hier hätten wir nun jene Verbindungen zu besprechen, welche der Thalamus opticus mit dem Vorhirn eingeht. Alle diese Ver-

bindungen setzen den Thalamus mit der Großhirnrinde sowohl, als auch mit den Ganglien des basalen Vorderhirns in Konnex und enthalten sowohl centripetale als auch centrifugale Fasern, woran schon aus rein physiologischen Gründen nicht gezweifelt werden kann.

Bei den Reptilien giebt es zwei Bahnen aus dem Großhirn in den Thalamus. Die eine, mächtigere, der Funiculus thalamo-prosencephalicus, durchsetzt das Striatum und nimmt in großer Anzahl auch Fasern von dort auf; er verbindet somit die Hirnrinde und das Stammganglion mit dem Thalamus. Der geringere Funiculus thalamo-epistriaticus verbindet den Thalamus mit dem Epistriatum. Die Homologa dieser Bahnen kehren auch bei der Maus wieder. Was den Funiculus thalamo-epistriaticus betrifft (II. Theil, Fig. 37 *f.sth*), so erblicke ich sein Homologon in dem unteren Thalamusstiel + Linsenkernschlinge der Autoren, für den ich den Namen Funiculus thalamo-lenticularis gewählt habe. Bei der Maus nun zieht dieses Bündel (Figg. 10, 11 *f.sth*), vom Nucleus lenticularis des Striatums (*st''*) und auch aus der Großhirnrinde von des Linsenkernes nächster Umgebung medianwärts vom basalen Vorderhirnbündel (*bvhb*) gelegen, in den Thalamus und strahlt dort in der ganzen Zona intermedia (Fig. 19 *f.sth*) aus, Fasern aus ihm gelangen aber wohl auch in den Dorsal- und Mediankern.

Wie gesagt kann dieser Funiculus nur als das Homologon des Funiculus thalamo-epistriaticus der Emys gedeutet werden. Wird sich diese Deutung einwandsfrei erhalten, dann würde auf die Bedeutung des Nucleus lentiformis ein gewisses Licht fallen, indem man diesen Theil des Striatums von dem Epistriatum der Reptilien ableiten könnte. Ich zu meinem Theil sehe schon in der Ontogenese Stützen hierfür.

Der Fasciculus thalamo-lenticularis geht u. A. bei Säugethieren und bei dem Menschen in so fern eine höhere Differenzirung ein, als jener Theil von ihm, welcher speciell dem Linsenkern angehört, von dem des anliegenden Rindengebietes, in Folge der höheren Ausbildung dieses Rindengebietes, des Lobus temporalis, sich abtrennt. Es giebt dann zwei Bündel, die sogenannte Linsenkernschlinge und den unteren Thalamusstiel. Letzterer endet nicht nur im Lateralkern, sondern auch in Kölliker's medialem Kern. Auch von der Linsenkernschlinge wird angenommen, dass er im Thalamus ende und zwar in dessen dorsalem Theil, und eine Umbiegung spinalwärts wurde von Kölliker nie beobachtet (19, pag. 593).

Die ganze übrige Verbindung des Thalamus erfolgt auch bei der

Maus ähnlich wie bei den Reptilien durch den Funiculus thalamo-prosencephalicus (Haubenfaserung genannt), deren Phylogenese im zweiten Theil dieser Studien erörtert wurde. Es bezieht dieses Bündel (Figg. 10—13 *f.thp*), so weit es die Großhirnrinde und nicht den Streifenkörper betrifft, seine Fasern aus dem ganzen dorso-medianen Manteltheil entlang der dorso-sagittalen Längsspalte des Großhirns, von der Region des Occipitallappens (*Oc*) an, diese mitgerechnet, bis zum hinteren Ende jenes Stirnlappens (*stl*). Es ziehen dann von genannter Stelle die Fasern (Fig. 18 α), die Querfaserung des Balkens schräg nach lateralwärts kreuzend, nach ventralwärts, liegen dann in dem Streifenkörper (*st*) überall ganz medianwärts (Fig. 17—20) — über demselben sogar einen sogenannten Markbelag bildend — und vereinigen sich, diese Lage genau einhaltend, zu Beginn des Nucleus lateralis thalami zu einem kompakten Bündel (Figg. 11—13, 20 *f.thp*). Es lässt sich aber auch nachweisen, dass durch die Balkenquerfaserung hindurch Fasern aus der anderseitigen Hemisphäre in das gemeinsame Bündel gelangen. Diese Querfasern liegen zu ventralst in der Querfaserung des Balkens (Fig. 18 β) und bilden keine kontinuirliche Schicht, sondern treten nur stellenweise auf, also mit geringer Unterbrechung. Viele von diesen gekreuzten Fasern gelangen sicherlich aus derselben Rindenregion der anderen Seite her wie die ungekreuzten, manche unter ihnen dürften aber aus etwas weiter lateralwärts von jener Region gelegenen Manteltheilen herrühren. Genaues darüber vermochte ich nicht zu ermitteln. Hierüber werden Golgi'sche Präparate von Embryonen Aufschluss ertheilen müssen. Frontalwärts im Gebiete des Psalteriums (Fig. 16) und etwas weiter hinten befindet sich der markfaserlose Abschnitt des Striatums, der Nucleus caudatus striati (*ncd*) und dieser liegt an der Stelle, wo das Striatum an den Querbalken anstößt, den ventralwärts ziehenden Zügen des Funiculus thalamo-prosencephalicus auf. Bald darauf überdeckt ihn medianwärts der Funiculus striati s. Stria terminalis Autorum (*f.st*) und erst zu Beginn des Thalamus liegt er frei, nur von dem Ependym bedeckt, in der Hirnhöhle. Die bereits zusammengetretenen, doch von einander gesonderten caudalwärts ziehenden Bündel des Funiculus (Fig. 17 *f.thp*) erhalten fortwährend Zuschuss bis zu Beginn des lateralen Thalamuskernes, in den dann und in die Zona intermedia das ganze Bündel von unten nach dorsalwärts biegend hineinstrahlt (Figg. 11, 20, 21). Aber nicht bloß mit diesen Kernen, auch mit anderen Centren des Thalamus tritt der Funiculus thalamo-prosencephalicus in Beziehung. Gleich zu Beginne

des Thalamus gelangen aus dem Funiculus Fasern in den Nucleus frontalis (Fig. 18 *Nf*), dann etwas weiter caudalwärts in den Nucleus dorsalis (Fig. 19 *Ndt*); auch zieht ein Einzelbündel zu Beginn des Lateralkernes über diesen hinweg in den caudalen Abschnitt des Dorsalkernes (Fig. 20).

Wie Querschnitte zeigen, gelangt der Funiculus in einzelne Bündelchen gesondert in die Thalamuskerne. Besonders ist dies an dem Lateralkern gut zu sehen (Fig. 20). Es durchsetzen die Fasern des Funiculus, schichtenweise über einander lagernd, den Lateralkern, und in so fern sie nicht in demselben verbleiben, wie ihre Mehrzahl, gelangen sie in der Zona intermedia zur Endigung, oder besser gesagt, sie entspringen dort; denn es wird wohl die große Mehrzahl der Fasern des Funiculus thalamo-prosencephalicus centripedal zur Gehirnrinde leitend sein. Bei der Einstrahlung in den Thalamus umfasst somit diese Bahn die ganze Lateralseite desselben, innen vom Nucleus hypothalamicus medialis, gleichmäßig korbförmig (Fig. 8, 9 *th.o*), ohne dass eigentlich an den einzelnen Kernen gesonderte Faserabschnitte zu vermerken wären. Die Faserbündel reichen bis zum Nucleus posterior und endigen an Weigert'schen Präparaten vor diesem wie abgeschnitten, so dass dieser Kern dadurch als heller Fleck besser zum Ausdruck gelangt. Es ist aber wohl kaum anzunehmen, dass die Fasern des Funiculus thalamo-prosencephalicus nicht auch in diesen Kern gelangten — übrigens einzelne Fasern sind auch in dem Kern geschwärzt — sondern sie werden wohl im Kerne eher marklos.

Bevor wir den Thalamus verlassen, möchte ich noch seiner beiden Querverbindungen gedenken. Die eine dieser Kommissuren wurde schon erwähnt, sie ist die hintere von beiden und liegt in Form von etlichen Querfasern im mittleren Stücke des unteren Schalenkernes (Figg. 20, 21). Über ihre Bedeutung bei der Maus wird wohl kein Zweifel darüber bestehen, dass sie dem unteren Schalenkern angehört.

Die andere Kommissur liegt weiter frontalwärts vor dem Lateralkerne, gerade dort, wo der Fasciculus thalamo-lenticularis in den Thalamus einstrahlt (Fig. 19 *c*). Es hat ganz den Anschein, als wenn seine Fasern gekreuzte Bündel aus dem Fasciculus thalamo-lenticularis wären, die dann in den gleich weiter nach hinten beginnenden Lateralkern eintreten würden.

Bisher haben wir gewisse Kerne, die im Allgemeinen zu den Thalamuskernen gerechnet werden, die sogenannten Corpora geniculata, nicht besprochen. Diese Kerne nannte ich bei den Fischen

und Reptilien Nuclei optici laterales, welche Benennung ihre wahre Natur besser kennzeichnet wie die Benennung Ganglia oder Corpora geniculata und da es mir auf möglichst zutreffende Bezeichnungen ankommt, behalte ich diese Benennung auch für die Säugethiere.

Bereits Edinger hat darauf hingewiesen, dass diese Ganglien alte Gebilde und zu »den Grundganglien des Opticussystems zu rechnen seien«. Sie kommen thatsächlich schon bei gnathostomen Fischen vor, bei Selachiern (s. I. Theil) noch in ursprünglicher Form.

Wenn ich nun meine Nomenklatur abermals auf die Vergleichung basire, was ich mir ja in diesen Studien zur Aufgabe machte, so gerathe ich wieder in Gegensatz mit der üblichen, der deskriptiven Anatomie entlehnten Nomenklatur. Bei der Emys waren die beiden Ganglien, der Nucleus opticus latero-anterior und latero-posterior, hinter einander gelegen und hatte außerdem letzterer eine ventro-periphere Lage; der erstere nahm ferner eine medianere Lage ein, wie bei den Säugethieren. Es erfolgt bei letzteren eine Auswärtsverschiebung des Nucleus opticus latero-anterior, wodurch eine vollständig periphere Lage erreicht wird und eine nach frontalwärts Verschiebung des N. opt. latero-posterior, wodurch beide Kerne fast an einander gerathen. Diesen fast gleichen Process machten ganz selbständig auch die Knochenfische durch, welchen in gerader phyletischer Richtung von den Squalii anfangend durch Reptilien und deren uns nicht mehr erhaltene Bindeglieder, die Säugethiere in viel längerer Zeit erreichen konnten. Bei der Maus liegen noch beide Ganglien hinter einander, doch fast an einander stoßend, welche Lagerung bei höheren Säugethieren und auch bei dem Menschen in so fern nicht mehr anzutreffen ist, als das hintere Ganglion nach frontalwärts verschoben wurde und nun vom ursprünglich vorderen medianwärts liegt. So entlehnte man denn aus diesem ganz sekundären Verhalten die Bezeichnung der beiden Ganglien als mediale und laterale, was phyletisch verfolgt nicht zulässig ist.

Es liegen bei der Maus beide Ganglien so fest an einander, dass sie von einander, wenigstens auf horizontalen Längsschnitten, kaum zu trennen sind; sie bilden dann scheinbar eine einzige Lage (Fig. 25 *nol*). Diese zieht lateralst zwischen dem vorderen Vierhügel und dem Ganglion hypothalamicum laterale gelegen (Figg. 22, 29—32 *nol'*) frontalwärts und biegt dann in der Thalamusgegend dorsalwärts. An dieser Stelle schnürt sich der Kern ein und beginnt von nun an sich frontalwärts zu entfalten, wo er dann lateralwärts von dem dorsalen Thalamuskern gelegen (Figg. 20, 21 *nol*), bis etwa zur Längsmitte des

lateralen Thalamuskernes reicht. Jene Einschnürung bezeichnet somit die Grenze zwischen Nucleus opticus latero-anterior und posterior. Es würde demnach der hintere Kern bei der Maus im vorderen Vierhügelgebiet liegen und caudalwärts bis zum Ende des Nucleus hypoth. lateralis reichen, der vordere Kern aber ausschließlich seine Lage im Thalamusgebiete haben. Die gleichen Verhältnisse finden sich denn auch bei dem Kaninchen, worüber KÖLLIKER's naturgetreue Abbildungen belehren.

Ich habe die oben beschriebenen beiden Kerne auf ihre Zusammensetzung nicht verfolgt und bin darum auch nicht in der Lage, darüber zu berichten, ob ähnlich wie bei dem Kaninchen nach NISSL, diese Ganglien durch ihre Ganglienzellen wohl in differenzirte Abschnitte zerfallen und ähnlich wie es GUDDEN fand, die Pupillarfasern ihr Centrum im vorderen Kern besitzen. Nur so viel kann ich berichten, dass durch die übliche gewöhnliche Karmintinktion beide Kerne sich sehr intensiv färben und dadurch ihrer Umgebung gegenüber sich deutlich abheben.

Es gelangt der Verbindungsstrang aus dem vorderen Vierhügel derselben Seitenhälfte als laterale Partie des sogenannten Vierhügelarmes caudalwärts in den hinteren Kern (Fig 9 *vb*) und so weit seine Fasern nicht hier (*nol'*) enden, ziehen sie in den vorderen Kern (*nol*) weiter, auf diese Weise jene bereits bei Fischen und Reptilien beschriebene Verbindung zwischen diesen beiden Ganglien und dem vorderen Vierhügelpaare (dort Tectum) herstellend. Gleich wie bei Emys lässt es sich aber auch hier feststellen, dass von diesem ansehnlichen Faserbündel aus auch welche in den Thalamus gerathen. Hier ist aber diese Verbindung schon eigenartig zur Sonderung gelangt. Es zieht nämlich etwas medianwärts, aus der obersten Lage des hinteren Vierhügelpaares beginnend, ein schmales doch sehr dichtes Faserbündel (Fig. 8 *fl*) über den vorderen Vierhügel hinweg und theilt sich gerade an der Stelle, wo die beiden Nuclei optici laterales sich berühren, in zwei Äste. Der obere Ast zerfällt, den vorderen Kern durchsetzend (*nol*), in mehrere Bündelchen und diese gerathen von dorsalwärts in den Thalamus, in welchem sie enden. Der ventrale Ast (*bnom*) verläuft, verstärkt mit Fasern aus beiden Nuclei optici laterales, beiläufig hinter der frontalen Grenze des vorderen Vierhügels caudalwärts, um dann oberhalb der die beiden Vierhügel von einander abgrenzenden Querfaserung, aus dem vorderen Vierhügel noch ein Verstärkungsbündel aufnehmend, in die Gegend des Ganglion hypothalamicum laterale zu gerathen. Verglichen mit den Verhält-

nissen von Emys (II. Th. Fig. 7 *bnom*) ist dieser untere Ast das Homologon der caudalen Verbindungsbahn des N. opt. lateralis. Sie nimmt aber auch Fasern aus den Vierhügeln auf, was für Tectumfasern bei Emys wohl vermuthet aber nicht nachgewiesen werden konnte.

Von der caudalen Endigungsweise dieser Bahn konnte ich feststellen, dass (Fig. 32 *bnom*) er in das Ganglion hypothälamicum laterale (*ghy''*) gelangend, dort endet.

Hier möchte ich noch ein Querfaserbündel erwähnen, das möglicherweise mit dem hinteren Nucleus opticus lateralis motorische Bezirke des metameren Hirns in Beziehung bringt. Es ist dies ein Querbündel von locker zusammengefügten Fasern (Fig. 32 33 *og*), das, aus der nächsten Nähe des Funiculus longitudinalis posterior oberhalb der Kreuzung der Kleinhirnarme herkommend, bis zu dem hinteren Ende des hinteren Nucleus opt. lateralis reicht und vielleicht in demselben endet. Von diesem Bündel berichtet Kölliker und fügt seinem Bericht einige Abbildungen bei (19, pag. 394, 395). Es hat weder bei dem Menschen noch bei anderen Säugethieren irgend eine Beziehung zum Bindearm im Sinne Bechterew's, »sondern gehört den Bogenfasern an, welche die Haube (gemischtes Längsfasersystem des metameren Hirns, Haller) in so reichlicher Menge durchsetzen«.

Es erübrigt uns nun ganz kurz die Ursprungsweise des Opticus auch bei der Maus festzustellen. Bei Emys wurden folgende Opticuswurzeln festgestellt. Eine vordere Thalamuswurzel, die wahrscheinlich aus beiden Kerngebieten, d. i. des Rinden- und großen Kerns, herrührt, dann eine hintere Wurzel ausschließlich aus dem Nucleus magnus und eine Wurzelportion aus dem Tectum opticum, die aber auch Ursprungsfasern aus dem Nucleus opticus latero-anterius aufnimmt. Dann waren es noch gewisse Wurzelfasern aus dem ventralsten Infundibulartheil, die gleich wie bei den Fischen in das Chiasma gelangten. Von den Fischen her erworben ist auch ein Opticusursprung aus dem Habenularganglion vorhanden.

Auch bei der Maus haben wir Ursprünge aus verschiedenen Opticuscentren im Gehirn zu unterscheiden, doch sind diese von einander nicht mehr so scharf zu unterscheiden wie bei Emys, da sie sich nach ihrem Abgang aus den Hirnkernen mit einander in Folge der Koncentration vielfach vermengen. Es zieht aus den beiden Nuclei optici laterales ein starkes Bündel (Fig. 10 *opt''* und Fig. 9 *opt+nb*) in ganz lateraler Lage in den Opticus, es ist jedoch weder eine ganz reine Opticuswurzel, noch stammt es ausschließlich aus

jenen beiden Kernen. Die caudale Partie stammt ausschließlich aus den beiden Kernen, gelangt aber in den Nucleus hypothalamicus medialis (*ghy*) und verbindet somit diesen mit den beiden Nuclei optici laterales. Jener vordere Theil, jedenfalls der größere, ist eine Opticuswurzel und stammt aus den beiden Nuclei optici laterales (Fig. 21 *nol*), dann aus dem Dorsalkern des Thalamus (*Ndt*) und zum geringsten Theil aus dem Habenularganglion (*gh*). Schon auf dem nächstfolgenden Schnitte sehen wir (Fig. 8), dass dieser Opticuswurzel auch jene aus dem vorderen Vierhügel (*kv*) sich anschließt. Diese Wurzelfasern durchsetzen (Fig. 25 *opt'*) zum Theil den Nucleus praetectalis (Figg. 22, 25 *n.pt*), zum Theil aber auch den Nucleus opticus latero-posterior (*nol'*). Man könnte also bei der Maus von zwei Wurzelpartien des Opticus reden, einer vorderen (Fig. 25 *opt''*) und einer hinteren (*opt'*). Die vordere Wurzelpartie stammt aus dem Thalamus, den Nuclei optici laterales und zum geringen Theil aus dem Habenularganglion, die hintere Wurzelpartie aber ausschließlich aus dem vorderen Vierhügel. So zieht dann die ganze Wurzel als einheitlicher Überzug, über der lateralen Wand der freieren hinteren Hälfte des Thalamus und derselben Wand der vorderen Vierhügel unter der lateralen Hälfte des Vierhügelarmes sich ausbreitend, zum Chiasma.

Es würden also diese Befunde bei der Maus recht gut mit den bekannten Verhältnissen anderer Säugethiere sich decken, bei denen ja der Opticus aus dem »Pulvinar thalami«, also einer Bildung, die sich auf den Dorsalkern bezieht, dem »Corpus geniculatum« und aus den vorderen Vierhügeln entspringt. Jener Bezirk des Thalamus, der aus dem inneren Kerngebiete der Reptilien ableitbar ist, würde sich also nach dem, was zur Zeit bekannt ist, an dem Opticus-Ursprunge nicht betheiligen. Diese Thatsache steht nun in Widerspruch mit den Verhältnissen bei den Reptilien, bei denen ja der große Kern an dem Opticusursprung betheiligt ist. Diese einander widersprechenden Befunde könnten meines Ermessens nach durch folgende Hypothese erklärt werden. Jene Vorfahren der heutigen Reptilien, welche auch den Säugethieren zum Ursprunge dienten, konnten vielleicht sowohl aus dem Rindenkern als auch aus dem Nucleus magnus Wurzelfasern an den Opticus geliefert haben. Aus letzterem Gebiet hätten sich dann aus bestimmten, zur Zeit unbekannten physiologischen Gründen diese Ursprünge auf die Säuger nicht vererbt oder wurden bei deren Säugerahnen rückgebildet. Ähnlich hätte es sich dann auch mit den Ursprungsfasern aus dem Rindenkerne bei den heutigen Reptilien zugetragen.

Bei den Säugethieren ist vielfach auch über einen Ursprung des Opticus aus dem Gebiete des Tuber cinereum berichtet worden. Es sind das die Ganglia optica basalia Kölliker's, jederseits eines. Diese Ganglien sollen dann mit dem Opticus durch die Stria medullaris thalami in einer mir durchaus unverständlichen Weise in Verbindung stehen (s. Kölliker, l. c. pag. 600 ff.).

In der Gegend der Commissura postoptica sind mir bei der Maus, hart dem Chiasma lateralwärts angelagert (Fig. 20 *gob*), eine Gruppe großer Ganglienzellen begegnet, die sehr wahrscheinlich mit dem Opticus in irgend einer mir unbekannten Weise in Beziehung stehen; weiter frontalwärts oder caudalwärts erstreckt sich jedoch diese Zellgruppe nicht und ich glaube kaum, dass sie zu den Basalganglien des Opticus beim Menschen in phyletische Beziehung gebracht werden könnten. Dafür habe ich schon weiter oben einer jederseitigen gangliösen Anhäufung von Nervenzellen gedacht, welche oberhalb der Commissura postoptica liegen (Figg. 20, 21 *cm''*). Ihrer Lage nach sind diese Zellgruppen am ehesten mit jenem ventralsten Theil des Zwischenhirnbodens vergleichbar, von wo aus Opticusfasern entspringen (s. I., II. Theil). Bei der Maus habe ich solche Wurzelfasern nicht gesehen oder vielleicht übersehen in Folge ihrer Marklosigkeit. Sollten sich hier Ursprungsfasern für den Opticus ergeben, so könnten diese Zellhaufen wohl mit den Basalganglien der Primaten in phylogenetischen Zusammenhang gebracht werden, wobei aber bei diesen eine starke Entwicklung dieser Ursprungsstätte vorhanden sein müsste.

Wir hätten hier, noch bevor wir weiter gingen, die Commissura postoptica in ihrer Gesammtheit zu betrachten. Die Gesammtheit des Tractus aus dem »Ganglion ectomammillare« bezeichnet Edinger (3, pag. 134) als Commissura postchiasmatica, welche Kommissur mit der Commissura postoptica identisch ist, auch gebraucht Edinger vielfach in seinen Schriften die Bezeichnung Decussatio transversa s. postoptica. Sonst führt sie bei den Säugethieren auch den Namen Commissura Meynerti, wobei die über diese Kommissur gelegene Querfaserung von Kölliker die Commissura hypothalamica anterior genannt wird. Dann spricht Kölliker auch von einer Gudden-schen Kommissur (l. c. pag. 572), die wohl identisch mit der gesammten Commissura postoptica sein dürfte. Es wird von Gudden's Kommissur angenommen, dass sie den sogenannten Globus pallidus mit dem anderseitigen »Corpus geniculatum mediale« verknüpft. Positive Befunde liegen hierfür keine vor und auch das wurde nur

vermuthungsweise ausgesprochen, dass diese Kommissur zugleich auch die beiderseitigen »Corpora geniculata media« mit einander in Verbindung setzt (Bechterew), doch soll es feststehen, dass diese Kommissur im »Corpus gen. mediale« endet. Auch wird mit Sicherheit behauptet (Kölliker), dass die Kommissur Beziehungen zu dem »Corpus subthalamicus« eingeht.

Wir gehen wieder von den bekannten Verhältnissen bei den Reptilien aus. Bei Emys konnte ich feststellen, dass ein gewisser geringer Theil des Funiculus thalamo-epistriaticus, dem sich auch noch etwas aus der Fornixsäule beigesellt, in der Commissura postoptica zur Kreuzung gelangt, um nachher in dem Vereinigungsgebiet der Infundibulartheile sich aufzulösen. Auch gelangt in dieser Kommissur zur Kreuzung noch ein Faserbündelsystem aus dem Thalamus und solche aus der Ganglienzelllage des Infundibulartheiles. Gleiche Verhältnisse müssen sich somit der Analogie nach auch bei den Säugethieren einfinden und wir hätten hier zu untersuchen, in wie weit dies zutrifft.

Im caudalsten Theil der Commissura postoptica (Fig. 21 *c.po*) lassen sich Faserungen zwischen der Opticuswurzel und dem (sekundären) basalen Vorderhirnbündel (*bvhb*) bis hinauf zum Lateralkern des Thalamus verfolgen. Hier angelangt, biegen sie in den Thalamus ein, ohne dass ich feststellen konnte, wo sie dortselbst endigen. Jedenfalls gehören diese Fasern jenem System an, und somit hätten wir in diesen Fasern das Homologon der in der Commissura postoptica sich kreuzenden Thalamusfasern. In der frontalen Hälfte der Commissura postoptica (Fig. 20) gelangen dann gekreuzte Fasern aus dieser Kommissur bis in die Gegend, wo etwas weiter caudalwärts der Funiculus thalamo-lenticularis liegt, ohne dass mir der Nachweis gelungen wäre dafür, dass sie in jenes Bündel gelangen. Es giebt aber hinter der Einbiegung des genannten Bündels in den Thalamus ein Querfaserbündel, das medianwärts von jenen nach oben strebenden Fasern aus der Commissura postoptica liegt (Fig. 20 π) und dessen lateralster Theil aller Wahrscheinlichkeit nach aus dem Funiculus thalamo-lenticularis herrührt, ein Theil aber, wie sagittale Längsschnitte zeigen (Fig. 6), aus dem Streifenhügelkopf hinter der Commissura anterior (*ca*) kommt. Dieses Längsbündel geht dann in die Commissura postoptica allmählich auf und ist schon in deren caudalem Theil stark reducirt (Fig. 21 π). Dieser Zuschuss zur Commissura postoptica wird wohl jenem Theil bei Emys entsprechen, welcher aus dem Funiculus thalamo-epistriaticus, also dem

Homologon des Funiculus thalamo-lenticularis der Maus, in die Kommissur zieht.

Aus dem Ganglion hypothalamicum laterale (Fig. 21 *ghy*) gelangen in den caudalen Theil der Commissura postoptica ganz gewiss etliche wenige Faserzüge. Diese Fasern legen sich dem Zug aus dem Thalamus lateralwärts an. Hierin hätten wir diejenigen Faserzüge vor uns, die bei Emys die beiden Vereinigungsgebiete des Infundibulartheiles mit einander verbinden. Züge aus dem Ganglion hypothalamicum mediale und aus dem Fornix in die Commissura postoptica habe ich nicht gefunden, womit aber deren Vorhandensein nicht in Abrede gestellt werden soll.

Die hintere oder caudale Wand des Infundibulartheiles vom Zwischenhirn bis herunter zum Corpus mammillare enthält Kommissuren, deren Betrachtung in Zusammenhang mit jenen des beginnenden metameren Hirnbodens betrachtet werden soll.

Bei der Maus unterscheide ich an dem gesammten Kommissurensystem, das sich am Hirnboden, hinter, über und vor das Interpeduncularganglion gruppirt, vier Abtheilungen. Die erste von diesen, welche oberhalb des Ganglion s. Corpus mammillare liegt (Fig. 3 C^1), entspricht der Infundibularkommissur der Reptilien und ist von mir dort als erstes Kommissurensystem bezeichnet worden; es ist der geringste der vier Abschnitte und tritt schon bei den Fischen selbständig auf. Es ist auch bei der Maus von dem zweiten Kommissurensystem gut getrennt und außerdem schiebt sich zwischen beide lateralwärts von dem vorderen Ende und zu Beginn des Funiculus longitudinalis posterior der erste Ast (*ar*) der hier in den Hirnboden eindringenden Arteria basilaris (*a.ba*) ein. Das zweite Kommissurensystem (C^2) ist sehr mächtig und entspricht zum Theil der Commissura ansulata niederer Wirbelthierformen. Es gelangen dort u. A. zur Kreuzung Fasern aus dem Funiculus longitudinalis posterior, Wurzelfasern des Oculomotorius und Fasern des Vierhügel-Associationssystems, auch befindet sich in diesem System die Tuberculärkreuzung oder Decussatio tegmenti ventralis Kölliker's[1] mit einbezogen (Fig. 31 *L*). Der andere Theil der ursprünglichen Commissura ansulata wäre in der Brückenkreuzung zu suchen.

Das dritte Kommissurensystem (Fig. 3 *y''k*) ist die Kreuzung der Fasern des gekreuzten vorderen Bindearmes aus dem Kleinhirn und wurde bereits erledigt gleich dem vierten System (C^3), das ja Trige-

[1] Vgl. Kölliker's Handbuch, Fig. 708 *D.v.*

minuskreuzungsfasern enthält und mit oberen Systemen gekreuzter Natur (*K*) differenzirte Theile der Querfaserung des metameren Hirns der Fische und Reptilien darstellt.

Uns interessirt bei der weiteren Beschreibung der Infundibulargangliен das erste System oder die Infundibularkreuzung.

Das Vereinigungsgebiet des Zwischenhirns im Infundibulartheil desselben hat bei den Säugethieren auch schon im Verhältnis zu jenem der Reptilien überall hochgradige Differenzirungen durchgemacht. Diesbezügliche, sich direkt den Säugethieren anreihende Übergänge fehlen uns bei den Reptilien und es ist sehr fraglich, dass die Monotremen hier vermittelnd eintreten können. Eine gewisse Concentration, die als Einleitung für die Verhältnisse bei den Säugethieren dienen kann, ist ja bei den Reptilien den Fischen gegenüber in der Infundibulargegend vorhanden, und Hand in Hand damit treten ja auch die Lobi inferiores, die ja eine Flächenvergrößerung der Ganglienschicht im Vereinigungsgebiet darstellen, mehr in den Hintergrund. Denn mit der Ausbildung des unpaaren Infundibularganglions, des Corpus geniculatum und der beiden Paare von Ganglia hypothalamica, werden die beiden Lobi inferiores nicht nur ersetzt, sondern sie zeugen auch für eine Arbeitstheilung. Es schwinden die Lobi inferiores in Folge dessen als solche.

Das Ganglion hypothalamicum medium wurde weiter oben bereits beschrieben und über dasselbe auch berichtet, dass es höchstens zu einem Theil aus dem Rindenkerngebiete des Thalamus herstammen kann, seiner größten Masse nach aber auf Kosten des Vereinigungsgebietes vom Zwischenhirn sich koncentrirte. Als koncentrirtes Ganglion ist es in der Litteratur nicht angeführt, doch wird es auch beim Menschen und anderen Säugethieren dorsalwärts vom sogenannten Luys'schen Körper zu suchen sein, etwa dort, wo die sogenannte Lamina medullaris lateralis lagert, vorausgesetzt, dass es nicht geradezu identisch mit dieser ist. Die Faserzüge, die zu ihm bezw. von ihm treten, wollen wir kurz noch einmal anführen. Unter diesen ist vor Allem das gemischte Längsfasersystem, das ja nun auch die Lateralbahn der Oblongata in sich führt, zu nennen (Figg. 5, 6). Diesem schließt sich lateralwärts die Verbindungsbahn zwischen vorderem Vierhügel (Fig. 7 *nb*) und noch weiter lateralwärts jene aus den Nuclei optici laterales (Fig. 9) an; alle diese Fasern gelangen von caudalwärts an das Ganglion (Fig. 26).

Die beiden Ganglien verbinden sich auch unter einander und zwar durch Querfasern, welche das erste Kommissurensystem des

Hirnbodens oder die Infundibularkommissur durchsetzen (Fig. 29 *C'*). Es beschreiben dann diese Fasern einen nach caudalwärts zu konvexen Bogen.

Das andere paarige Ganglion des Vereinigungsgebietes ist das Ganglion hypothalamicum laterale. Es ist ein mächtiges linsenförmiges Ganglion, das auf jeder Seite lateralwärts vom Ganglion oder Corpus mammillare eine ganz periphere Lage auswärts vom Ganglion hypoth. medium einnimmt (Figg. 9, 29—32 *ghy'*). Anfangs noch klein, lagert es medianwärts dem (sekundären) basalen Vorderhirnbündel (Figg. 21, 22 *bvhb*) fest an, erreicht seine volle Mächtigkeit in der Gegend des Corpus geniculatum (Figg. 29, 30), um von hier aus wieder an Umfang abzunehmen und dann in der mittleren Gegend des Ganglion interpedunculare aufzuhören (Fig. 27). Sein hinteres Ende reicht somit, obgleich das Ganglion dem Zwischengehirn angehört, bis in das metamere Hirn hinein. Lateralwärts wird das Ganglion überall von markhaltigen Fasermassen begrenzt, die jedoch, wie wir gleich sehen werden, mit demselben innigst zusammenhängen.

Unser Ganglion hypothalamicum laterale ist identisch mit jenem Kern, der in der Litteratur den Namen Luys'scher Körper oder in letzter Zeit Nucleus hypothalamicus führt. Beim Maulwurf wurde es durch Ganser ausführlich geschildert als eine Ganglienmasse mit Markkapsel, aus der viele Fasern in den »Pes pedunculi« dringen. Ähnlich lauten übrigens auch die Schilderungen für den Menschen und andere Säugethiere. J. Stilling lässt bei dem Menschen Fasern aus dem Tractus opticus in den Luys'schen Körper eindringen, welcher Befund von Kölliker nach Untersuchungen an Embryonen Bestätigung fand (19, pagg. 461, 467, 468). Nur die feste Anlagerung des Tractus opticus an den Luys'schen Körper bei den Primaten konnte diesen Irrthum herbeiführen, denn wie es bei der Maus, wo viel weniger gedrängte Zustände sich finden, zu sehen ist (Fig. 21), tritt die Opticuswurzel (*opt''*) in keine Beziehung zum Ganglion hypothalamicum laterale (*ghy'*). Auch mit der »Hirnschenkelschlinge« soll u. A. nach Schnopfhagen dieses Ganglion in irgend einer Beziehung stehen. Es giebt zwischen den beiderseitigen Ganglien auch eine Querverbindung, die Ganser bei Talpa als Decussatio subthalamica bezeichnet und Kölliker für den Menschen in sehr deutlicher Weise bildlich wiedergiebt (l. c., Fig. 607). Schon Schnopfhagen soll diese Verbindung aus der »Hirnschenkelschlinge« abstammen lassen, welche Angabe bezüglich ihrer Richtigkeit aber Kölliker bezweifelt.

Im Großen und Ganzen, das können wir sagen, sind die Faserverhältnisse dieses Ganglions verkannt worden, und ich gehe darum über auf meine Beobachtungen an der Maus, deren Ganglion, vermöge weniger zusammengedrängter Zustände, die Faserverhältnisse besser erkennen lässt. Das Ganglion hypothalamicum laterale geht vier deutliche Verbindungen ein. Hinten an dem frontalen Brückenende biegt die aus der Brücke tretende Pyramidenbahn (Fig. 32 *pyb''*), wie schon mitgetheilt wurde, nach dorsolateralwärts und erreicht hier das caudale Ende des Ganglion hypothalamicum laterale (*ghy'*). Sie splittert sich hier auf, und während ein Theil ihrer Fasern, direkt in das Ganglion gerathend, sich dort völlig auflöst (Fig. 14 *pyb''*), gelangen ihre lateralen Bündel an der Außenseite des Ganglions noch weiter dorsalwärts, doch lösen sie sich dann auch in dem Ganglion auf. Somit findet frontalwärts die Pyramidenbahn ihr Ende in dem Ganglion hypothalamicum laterale.

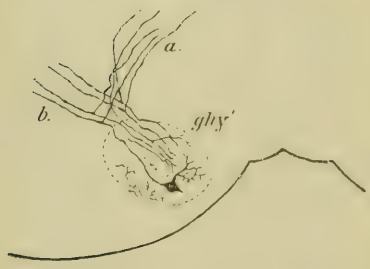
Frontalwärts sammeln sich die zahlreichen Bündelchen aus der Großhirnrinde, das Corpus striatum durchsetzend und auch von hier Fasern aufnehmend, am Boden des Striatums zu einem gemeinsamen Bündel (Figg. 10—13 *bvhb*), welches, lateralwärts vom Ganglion hypothalamicum medium gelegen (Figg. 18—20 *bvhb*), sich immer mehr verdichtet und dann das Ganglion hypothalamicum laterale erreicht (Fig. 21). Sehr deutlich lässt sich dieses Bündel sowohl an horizontalen (Fig. 27 *bvhb*) als auch an sagittalen Längsschnitten (Figg. 8, 9 *bvhb*) verfolgen. Es ist das Homologon vom sekundären basalen Vorderhirnbündel der Emys (s. II. Theil) und möge darum auch den gleichen Namen führen. Es ist von Kölliker irrthümlich bei der Maus und Kaninchen für die Columna fornicis gehalten und das Ganglion hypothalamicum laterale, als der laterale Theil des Corpus mammillare, aufgefasst worden, wie dies aus einer seiner Abbildungen (l. c., Fig. 642 *A1*) nach den hier vorzutragenden Verhältnissen bei der Maus ersichtlich sein wird.

Sobald das basale Vorderhirnbündel das Ganglion hypothalamicum laterale erreicht, theilen sich lateralwärts seine Bündel auf und umgreifen so von der ganzen lateralen Seite das Ganglion schalenförmig (Fig. 9 *ghy'*). Hierbei biegen die distalst gelegenen Fasern des Bündels im Ganglion nach aufwärts und vermengen sich hier vielfach mit den Pyramidenfasern[1]. Nur ein Theil dieser Fasern

[1] Diese innige Aneinanderlagerung, besonders bei so gedrängten Zuständen, wie sie sich im Menschenhirn finden, konnte es freilich leicht veranlassen — und

verbleibt aber in dem Ganglion derselben Seite, der andere durchsetzt bloß das gleichseitige Ganglion (Fig. 27 *ghy'*), um dann hinter der Commissura infundibularis hindurch in das anderseitige Ganglion zu gelangen. Diese Querverbindung ist wohl identisch mit jener, die Ganser, Schnopfhagen und Kölliker bei anderen Säugern gesehen und von der Kölliker für den Menschen jene schon oben citirte schöne Abbildung giebt. Sie liegt wenigstens bei der Maus hinter der eigentlichen Infundibularkommissur (Figg. 3, 27 *bvhb.k*) und getrennt von dieser und ist identisch mit jener Kommissur der Emys, die an gleicher Stelle (II. Theil Fig. 39 *bvhb.k*), aus dem basalen Vorderhirnbündel kommend (*bvhb*), sich kreuzt. Gerade dort, wo das Vorderhirnbündel das Ganglion erreicht, zweigt sich etwas medianwärts von der früheren Stelle ein starkes Bündel (Fig. 8 *bvhb'*) aus dem ventralsten Theil des Hauptbündels in höchst charakteristischer Weise, unter fast rechtem Winkel, ab, und begiebt sich dorsomedianwärts (Fig. 27 *bvhb'*), wo es dann mit der bereits beschriebenen distinkten Bahn aus den vorderen Vierhügeln das Ganglion hypothalamicum laterale beinahe berührt. Es ist dasselbe Bündel, welches bereits Kölliker, aus seiner vermeintlichen Columna fornicis kommend, richtig beschrieben und dargestellt hat. Es entspringt aber dieses Bündel nicht im Großhirn, sondern seine Fasern sind bloße Collateraläste solcher Fasern, die, aus Ganglienzellen des Ganglion hypothalamicum laterale entspringend, im basalen Vorderhirnbündel großhirnwärts ziehen. Dieser Befund, den ich nach eigenen Erfahrungen bestätigen und erweitern kann, rührt von Kölliker (l. c., pag. 512) her. Ich sah, dass diese zuvor ungetheilten Fortsätze aus Ganglienzellen des Ganglion herrühren (Textfig. 3). Es giebt also solch ein Zellfortsatz zwei Äste ab, und diese setzen ihn mit dem Großhirn (*b*) und mit einem anderen Centrum (*a*) des Gehirns in Konnex.

Fig. 3.



Außerdem treten noch aus dem Ganglion hypothalamicum late-

---

ich zweifele nicht, es wird auch in Zukunft noch Anhänger dafür geben — dass ein direkter Übergang von Pyramidenfasern und anderen Bahnen in die Großhirnrinde angenommen wird.

rale, wie dies Querschnitte zeigen (Fig. 29 *α*), sowohl von seinem dorsalen als auch von seinem ventromedianen Rande Fasern dorsalwärts, die dann medianwärts vom Nucleus opticus latero-posterior (*nol'*) in das vordere Vierhügelpaar gelangen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Fasern auch Kollateraläste wie die oben beschriebenen sind, die dann das Ganglion in dieser Weise mit dem Vierhügel verbinden. Für die Möglichkeit, dass jenes vordere kompakte Bündel (Fig. 8 *bvhb'*) sich mit dem herunterziehenden aus dem Vierhügel (*bnom*) vermengen würde und somit beide ein System bilden sollten, fehlt einstweilen der direkte Nachweis. Von einem Theil dieser Fasern glaube ich vielmehr behaupten zu dürfen, dass sie oberhalb des Ganglion hypothalamicum laterale in dem caudalsten Theil des gleichnamigen medianen Ganglion sich verästeln. Man sieht auf dünnen Schnitten Weigert'scher Präparate dieses Verhalten (Fig. 14), nur ließ es sich nicht entscheiden, ob auch alle Fasern dieses Kollateralbündels (*bvhb'*) dort aufhören. Jedenfalls gilt dies für einen Theil derselben, die sich deutlich dort verästeln (*ghy''*). Es wäre dies dann eine Verbindung zwischen den beiden Hypothalamusganglien, deren Zellen ja bei der benachbarten Lage wohl auch sonstige Verbindungen unter einander eingehen dürften.

Aus diesen oben mitgetheilten Verhältnissen darf aber natürlich nicht geschlossen werden, dass sämmtliche Fasern des basalen Vorderhirnbündels aus dem Ganglion hypoth. laterale stammen würden und das ganze Bündel somit centripetal zum Großhirn leitende Elemente führen würde. Es liegen ja genügend Beweise physiologischer Art dafür vor, dass diese Bahn auch vom Großhirn leitende Fasern führt; diese würden sich dann im Ganglion um dessen Zellen herum auflösen, denn weiter caudalwärts in die Pyramidenbahn findet, im Sinne der bisherigen Auffassung, keine direkte Faserfortsetzung statt.

Mit dem Tractus opticus steht, wie schon oben mitgetheilt wurde, das Ganglion hypothalamicum laterale in durchaus keinem nachweislichen Zusammenhange. Dafür findet aber eine Verbindung mit Riechcentren statt. Dies wird vermittelt durch den lateralen Theil unseres Tractus bulbaris infero-posterior (Fig. 14 *t.bip*), welche Fasern medianwärts von jenen des basalen Vorderhirnbündels in das Ganglion hypothalamicum laterale gelangen.

Es verbindet somit das Ganglion hypoth. laterale sich mit Geruchs- und Sehcentren (Vierhügel), doch was das Wichtigste uns scheint, das ist sein vermittelndes Verhalten zwischen Großhirnrinde und der Pyramidenbahn. Die Pyramidenbahn setzt sich somit

nicht direkt in die Großhirnrinde fort, sondern die Verbindung zwischen ihr und dem basalen Vorderhirnbündel wird durch die Vermittelung gewisser Ganglienzellen des Ganglion hypothalamicum laterale besorgt[1]. Dies ist ein Verhalten, das mit den Verhältnissen bei Fischen und Reptilien in völligem Einklang steht.

Das unpaare Centrum des Vereinigungsgebietes der Maus im Zwischenhirn ist das Ganglion oder Corpus mammillare[2], ein hoch differenzirtes Centrum. Dieses besteht, wo es, wie bei den Nagethieren, als unpaares Gebilde auftritt, wie dies bekanntlich Gudden (8) nachgewiesen hat, aus drei Kernen, einem medialen und je einem kleineren lateralen. Der unpaare, oder mediale Kern (Fig. 29 *gm''*) differenzirt sich wieder in einen inneren und jederseits je einen äußeren Abschnitt. Letzterer unterscheidet sich vom inneren Abschnitt durch seine stärkere Tinktion mit Karmin; auch sind die ihn bildenden Ganglienzellen größer wie jene des mittleren Abschnittes, doch gehen sie sonst kontinuirlich in diesen über. Nach caudalwärts hören die seitlichen Kernabschnitte am mittleren Kern allmählich auf und dieser zerfällt dann in zwei kugelrunde (etwas abgeplattete) Hälften (Fig. 31 *gm'*), die einander nicht berühren. Vorn ist der unpaare Kern durch keine oberflächliche Längsfurche abgetheilt. Der ganze mittlere Kern wird allseitig umsäumt von einer breiten Randschicht (Fig. 29 *gm'*), in der jederseits ganz peripherwärts der laterale Kern (*gm''*) liegt. Die beiden Lateralkerne erstrecken sich nicht ganz caudalwärts, sondern hören dort, wo der unpaare Kern paarig wird, abgerundet auf. Nach frontalwärts lösen sich die äußeren Abschnitte des unpaaren Kernes von dem übrigen Theil und der nun gleichförmige mittlere Theil des Kernes zerfällt in jederseits je zwei über einander gelagerte mehr oder weniger runde Kerne, also im Ganzen in vier (Fig. 22 *cm'*, *cm''*) und diese vereinigen sich jederseits in je einen runden Kern in der mittleren Gegend der Commissura postoptica (Fig. 20 *cm''*). Dieses vordere Ende des Corpus mammil-

[1] Als eine Anspielung auf dieses Verhalten, das ja bereits im I. Theile dieser Studien mit Bezugnahme auf das Vereinigungsgebiet des Infundibulartheiles ausgesprochen ward, betrachte ich die Aussage Wallenberg's (29, pag. 158), wonach der Hypothalamus (als auch der Thalamus) »als Endstätte sekundärer sensibler Bahnen zu betrachten sei« und der Fornix dann tertiäre Fasern zur Rinde enthalten müsse.

[2] Edinger spricht sonderbarer Weise schon bei Amphibien und Reptilien von Corpora mammillaria (3, pag. 132).

lare hört dann ganz plötzlich abgerundet auf. Schon vorher fand der laterale Kerntheil sein Ende (Fig. 22 *gm''*). Die breite Randschicht von dem unpaaren oder inneren Kern des Corpus mammillare (Fig. 29 *gm'*) besteht aus einer scheinbar feinpunktirten Substanz, der verhältnismäßig große, weit aus einander liegende Ganglienzellen einlagern. Sie umgiebt auch caudalwärts überall den inneren Kern, beziehungsweise dessen hintere Hälfte (Fig. 31) und geht frontalwärts allmählich in das Gewebe des Hirnbodens über. Das Corpus mammillare ist nicht ganz kompakt, denn die Hirnhöhle erstreckt sich in Form eines engen Kanals entlang des ganzen Corpus. Diese caudalwärts blind endende Lichtung liegt in der Randschicht medianwärts unter dem unpaaren Kern (Figg. 29, 31 *β*), wird frontalwärts höher (Fig. 22) und geht, wie gesagt, kontinuirlich in die Höhlung des Infundibulums über (Fig. 21). Ihr liegt ventralwärts, an der Stelle, wo der unpaare Kern in vier Abschnitte zerfällt, eine Anhäufung von Ganglienzellen (Fig. 22 *c.m'''*) an, welche dann weiter frontalwärts jederseits in Form je eines Streifens (Fig. 21 *cm'''*) bis zur Stelle sich erstreckt, wo die beiden über einander lagernden Theilstücke des unpaaren Kernes jederseits sich wieder vereinigen (Fig. 20) und hört dann mit diesem vorderen Ende des unpaaren Mammillarkernes auf. Von dem eben beschriebenen Ganglienzellstreifen wurde weiter oben schon berichtet, dass er mit Fasern des Fasciculus praeopticus thalami in Verbindung steht.

Die verschiedenen Kerne verhalten sich zu jenen Fasern, welche das Corpus mammillare mit anderen Hirntheilen verbindet, auf folgende Weise. Es zieht der Vicq d'Azyr'sche Strang (Fig. 22 *f*) Anfangs in der frontalen Gegend des Corpus mammillare dorsalwärts von der Columna fornicis (*Cf*) gelegen, in der Gegend der Infundibularkommissur medianwärts von dieser an den unpaaren Kern des Corpus und senkt sich als kompaktes Bündel (Figg. 28, 29 *f*) jederseits in den mittleren Kernabschnitt ein, um sich dort plötzlich aufzusplittern. In diesem medialen Abschnitt des Corpus mammillare gelangt auch die Verbindungsbahn aus der Geruchssphäre, unser Tractus bulbaris postero-inferior, zur Endigung. Dieser (Fig. 27 *b.ip*) ist etwas höher gelegen als das Corpus und senkt sich dann von dorsalwärts in dasselbe, zuvor gehen einige seiner Fasern in den frontalsten Theil der Infundibularkommissur (Fig. 3 *Ci*, Fig. 27 *c*), ohne dass ich feststellen konnte, ob dann auch diese gekreuzten Fasern in das Corpus gelangen.

Die lateralen Abschnitte des unpaaren Mammillarkernes nehmen bloß die Columna fornicis auf und somit besitzt diese ein bestimmtes

Centrum im Corpus mammillare. Sie zieht in bekannter Weise aus dem hinteren Balkentheil oder Genu corporis callosi bogenförmig nach frontalwärts zu gebogen (Figg. 3, 4 *Cf*) zur Commissura anterior herab und wendet sich hinter dieser caudalwärts, nimmt hier dann unter dem Thalamus eine ganz mediane Lage ein (Figg. 17—19 *Cf*) und ist dabei ein ganz gedrungenes Längsbündel und kann sowohl wegen dieses Verhaltens, als auch wegen ihrer Lage mit dem (sekundären) basalen Vorderhirnbündel nicht verwechselt werden. Dann zieht sie etwas lateralwärts (Fig. 20 *Cf*), zerfällt in der vorderen Gegend des Corpus mammillare in mehrere, fest an einander gelagerte Längsbündel (Figg. 21, 22 *Cf*) und erreicht so ihren Bestimmungsort. Aus der Columna tritt aber knapp vor der Kreuzung des inneren Bündels vom Tractus bulbaris postero-inferior ein Bündelchen medianwärts ab (Fig. 27), das sofort ventralwärts biegt, sich dann in der Commissura infundibularis kreuzt und so in den lateralen Theil des unpaaren Kernes gelangt. Auf diese Weise kommt die bekannte Decussatio columnae fornicis zu Stande.

Die lateralen Kerne berühren bei der Maus den unpaaren Kern nicht, sondern sind von demselben stets durch eine dünne Randschicht getrennt (Fig. 29). In jeden der beiden Kerne begeben sich mehrere Fasersysteme. Von caudalwärts gelangt, wie wir schon oben sahen, ein Theil des gemischten Längsfasersystems (Figg. 5, 6, 27, 29 *M'*) in dieselben. Dieses Bündel wird in der Litteratur auch Pedunculus corporis mammillaris genannt, doch gesellen sich diesem Pedunculus noch Faserungen aus dem vorderen Vierhügel an, die, medianwärts vom Ganglion hypothalamicum laterale gelegen (Fig. 29), hierher gelangen (Fig. 7). Wie wir ferner wissen, zieht auch der Funiculus thalamo-mammillaris inferior (Fig. 7 *f'*) in den lateralen Mammillarkern und senkt sich von frontalwärts in denselben ein.

Bekanntlich ist bei vielen Abtheilungen der Säugethiere das Corpus mammillare unpaar, wie bei den Nagethieren, andere wieder besitzen zwei Corpora candicantia, welche durch den Zerfall des unpaaren Körpers durch eine mediane Furche entstanden sind. Diese Abgrenzung in zwei Seitenhälften scheint außerdem in den verschiedenen Fällen verschieden zu sein, indem die sagittale Medianfurche das eine Mal tiefer und das andere Mal seichter sein soll. Bei den Monotremen ist, wie man zu sagen pflegt, nur ein Corpus mammillare vorhanden, bei den Marsupialiern ist die Zweitheilung nach Ziehen (31) allgemein. Bei den Insectivoren ist die Zweitheilung ungenau und bei

Talpa nach Ganser (7) nur angedeutet. Bei Edentaten weiß man von Manis das Fehlen der Zweitheilung. Die Carnivoren besitzen sie stets. Unter den Pinnipediern kann sie fehlen (Phoca) oder vorhanden sein (Trichechus). In vollkommenster Weise ist die Zweitheilung durchgeführt unter den Primaten beim Menschen und den Anthropoiden, weniger bei Cynocephaliden, wo sie jedoch gleichfalls vorhanden ist (Papio)[1]. Die Zweitheilung kann also wohl nicht als wesentliches Moment bei der Beurtheilung des Corpus mammillare gelten und es fragt sich nur, ob sie einen primären Zustand darstellt oder sekundär erworben wurde. Anhaltspunkte gewähren hierfür, wie wir sahen, die Reptilien nicht. Es ist darum von Wichtigkeit die Ontogenese des Corpus mammillare bei einer Form zu wissen, welche ein ungetheiltes Corpus aufweist. Bei dem Reh ist das Corpus nicht abgetheilt, doch legt sich dasselbe ontogenetisch paarig an. Es bildet seine Anlage jederseits je einen nach außen vorspringenden Höcker (Textfigur 2 *gm*) bei 3,5 cm langen Embryonen, die medianwärts mit einander nicht zusammenhängen (Fig. 50). In diesem Stadium ist bereits der vordere Theil des gemischten Längsfasersystems (Textfig. 2 *M*) ausgebildet, von dem wie beim Thiere die ventrale Hälfte (*M'*) in die Anlage des Corpus mammillare sich verästelt, während die dorsale unter den Thalamus geräth. Von einer weiteren kleineren höckerigen ventralen Anlage (*γ*) vermag ich, da ich weitere Stadien nicht verfolgt habe, nicht anzugeben, ob sie noch zum Corpus mammillare gehört oder zu anderweitiger Verwendung gelangt. Das Wesentliche aber ist bei diesem Befunde, dass beim Reh das völlige Unpaarwerden des Corpus mammillare eine sekundäre Erscheinung ist. In Anbetracht dieses Befundes und mit Berücksichtigung des Umstandes, dass bei den Reptilien die erste phyletische Anlage des Corpus mammillare paarig ist, kann wohl kein Zweifel darüber obwalten, dass das Paarigsein dieses Hirntheils das Primäre ist. Das völlige Unpaarwerden ist aber bei den Säugethieren eine Erscheinung, die nicht nur ganz unabhängig von anderen benachbarten Abtheilungen in den großen Säugethiergruppen sich vollzog, sondern selbst näher zu einander stehende Formen erwarben es unabhängig von einander.

Eine allgemeine Betrachtung der Verhältnisse im Infundibulartheil der Säugethiere führt zu dem Resultate, dass jene bei den

[1] Diese Zusammenstellung ist im Wesentlichen nach Ziehen erfolgt (31. pag. 168).

Reptilien erst eingeleitete erste Differenzirung der Ganglienzelllage des ganzen Vereinigungsgebietes jeder Seite bei den Säugethieren sich völlig vollzog. Schon dort begannen mit dem Auftreten eines noch wenig umschriebenen lateralen Kernes, Edinger's Nucleus endopeduncularis und der ersten phyletischen Anlage der Ganglia mammillaria in der subependymalen Zellenschicht, die Lobi inferiores sich als solche, d. h. als hohle Lobi rückzubilden, was sich in dem Verschwinden ihrer Lumina kund giebt, und damit wurde die Richtung angegeben, welche die weitere Ausbildung des Infundibulartheiles der Säugethiere zu wandeln hat. Es wäre ganz verfrüht, annehmen zu wollen, ob die Zellanhäufung, die Edinger Ganglion endopedunculare genannt hat, dem inneren oder äußeren Hypothalamalganglion entspricht, doch steht so viel fest, dass es eine Einleitung für die Bildung eines dieser Ganglien vorstellt.

B. Vorder- oder Großhirn.

Es werden in gebräuchlicher Weise aus dem Riechkolben der Säugethiere zwei Züge unterschieden, die entlang der ventralen Hirnhälfte caudalwärts ziehen. Sie entstehen beide in der Mitte des Bulbus, der eine medianwärts, der andere davon corticalwärts. Der erste Zug zieht in Form eines dichten Bündels von rundem Querschnitte zur Commissura anterior und kreuzt in derselben, auf diese Weise deren frontale Hälfte bildend. Der lateralwärts vom vorigen aus dem Bulbus kommende Zug ist auch der schon äußerlich sichtbare Tractus olfactorius, an dem ein medianer und ein lateraler Abschnitt, Tractus olfactorius lateralis (Kölliker) oder laterale Riechstrahlung (Edinger) und ein Tr. olfact. medialis oder innere Keilstrahlung auch Riechstrahlung zum Zwischenhirn genannt, unterschieden wird. Die laterale Riechstrahlung endet in der ventrolateralen Hirnrinde des Lobus pyriformis auf die Weise, dass ihre Fasern sich um die Netzfortsätze der sogenannten Doppelpyramidenzellen sich auflösen (Calleja), wobei diese stellenweise kleinen Häufchen die Riechinseln Ganser's bilden. Die mediale Riechstrahlung gelangt in dem Corpus mammillare zur Endigung, es wird jedoch von Edinger auch angenommen, dass Fasern davon in das metamere Hirn gerathen.

Mit dem Riechlappen soll möglicherweise das Cingulum in Verbindung sein und die Riechrinde mit dem Ammonshorne verknüpfen. Aus der Area olfactoria gelangt nach Edinger's Entdeckung ein an-

schnliches Bündelsystem, das »Riechbündel oder Tractus olfactorius septi«, entlang dem Septum pellucidum in den Balken, um dann caudalwärts sich in das Ammonshorn zu begeben.

Indem ich diese bekannten Verhältnisse hier in zusammenfassender Weise ins Gedächtnis zurückrufe, will ich die Verhältnisse des Geruchsgebietes zum übrigen Hirn im Anschluss an die Verhältnisse der Reptilien bei der Maus nach den eigenen Erfahrungen schildern.

An dem Bulbus olfactorius der Maus interessirt uns hier die Lage der Mitralzellen (Figg. 5—8, 25, 27 *sgr'*) und jener Theil des Bulbus, der zwischen dieser Lage und der lobalen Rindenschicht gelegen ist und welcher neurogliareiche Kerntheil des Bulbus, die Körnerschicht, eben von der Lage der Mitralzellen nach außen umschlossen wird. Es sammeln sich hier die markhaltigen langen Fortsätze der Mitralzellen zu längsgestellten Einzelbündeln, die über einander und neben einander gelagert, eine unter der Lage der Mitralzellen gelegene Nervenfaserlage bilden, die wir die äußere (*kst*) nennen wollen. Unter dieser befindet sich in der Körnerschicht unsere innere Nervenfaserlage (Fig. 6 *kst'*). Aus der äußeren Nervenfaserlage ziehen die Anfangs von einander getrennten Bündel schräg ventralwärts, und vereinigen sich dann an der ventrolateralen Seite des Lobus olfactorius (Figg. 5—9, 11, 13, 27 *l.olf*) zu einem kompakten Bündel (*f.oc.i*), das als weißer Strang auch äußerlich am ventralen Gehirntheil bekanntlich gut sichtbar (Fig. 2 *f.oc.i*), in etwas nach auswärts konkavem Bogen stets ganz peripher im Stratum zonale der Hirnrinde gelagert, bis in die Opticusgegend zieht und hier allmählich verstreicht. Anfangs ist das Bündel, wie gesagt, ganz kompakt (Fig. 15 *f.oc.i*), löst sich aber an seinem Ende allmählich in eine gleiche Lage einhaltende diffuse Schicht auf (Fig. 16 *f.oc.i*), die, je weiter distalwärts, um so geringer wird, und schließlich ganz aufhört. Es ist dieses Bündel das, was man früher gewöhnlich als Tractus olfactorius bezeichnete, später aber aus Gründen, die eingehendere Forschungen aufdeckten, Tr. olfactorius lateralis nannte und welche Bezeichnung gleichbedeutend mit lateraler Riechstrahlung ist. Da dieses Bündel, wie ich schon anführte, nach den Befunden Calleja's sich im Stratum zonale auflöst, seine Einzelfasern dann durch ihre Collateralen und Endfaser mit den äußeren Fortsätzen der Mitralzellen, wie ich hinzufügen möchte, in kontinuirlichen Zusammenhang treten, so verbindet diese Bahn die Bulbusrinde mit einem anderen Rindentheil des Palliums und gehört eigentlich zu den interlobulären Associationsbahnen und dies Verhalten sollte in ihrer Bezeichnung zum Ausdrucke gelangen. Darum

nenne ich diese Riechbahn den Funiculus olfactorio-corticalis inferior; als unteren bezeichne ich ihn aber, weil ähnlich wie bei Emys auch eine obere Bahn gleichen Namens bei der Maus vorkommt. Der Funiculus olfactorio-corticalis superior (Fig. 5 *f.oc.s*) hat eine mediale Lage und sammelt sich aus der inneren Nervenfaserlage des Bulbus (*kst'*), doch gesellen sich ihm auch Fasern aus der Lobusrinde (*ß*) bei. Dann beschreibt dieses Bündel unter der Zellschicht der Hirnrinde einen medianwärts konvexen Bogen und kommt auf diese Weise über das frontale Ende des Balkens (*Cc'*) zu liegen. Hier biegt ein geringerer Theil seiner dorsalen Fasern in den Stirnpol des Großhirns (Figg. 5, 6) und gelangt mit anderen Fasern der Rindenstrahlung bis zur äußersten Lage der Rindenzellschicht, um dort in mir unbekannter Weise zu enden oder vielleicht zum Theil auch zu beginnen. Das Gros des Bündels aber setzt sich in das Cingulum (*Cm*) fort, um in demselben in das Gebiet des Occipitallappens zu gelangen. Es verbindet somit der Funiculus olfactorio-corticalis superior als interlobuläre Associationsbahn den Bulbus und auch die lobale Rinde einerseits mit der Rinde des Stirnpols des Großhirns und andererseits mit dem occipitalen Rindengebiete, wo in erster Reihe, wie weiter unten noch gezeigt werden soll, die Ammonsrinde diesbezüglich in Betracht kommt. Wie schon angeführt wurde, ist von Edinger vermuthungsweise ausgesprochen worden (3, pag. 230), dass das Cingulum bei Hund und Kaninchen auch eine Verbindung zwischen Gyrus ammonis und Lobus olfactorius herstellen würde. Mit diesem cingularen Theil dieser Bahn ist der Tractus olfactorius septi (s. II. Th., Fig. 6 *tos*) homolog und die Vereinigung beider Bahnen bei den Säugethieren ist offenbar eine Folge der Balkenbildung gewesen.

Etwas weiter lateralwärts von der obigen Bahn sammelt sich aus der inneren Nervenfaserlage des Bulbus dorsalwärts ein starkes solides Bündel (Fig. 6 *tbs*) und zieht durch den Lobus olfactorius. Während seines Durchzuges gesellen sich aber direkt aus der Lobusrinde sowohl von oben und unten als auch lateralwärts fortwährend Fasern dem Bündel bei, so dass dasselbe auf sagittalen Längsschnitten im Lobus pinselförmig wird (Fig. 7 *tbs*). Erst hinter dem Lobus wird als Pinselstiel das Bündel ganz kompakt, bildet gerade hinter dem Lobus ein medianwärts gerichtetes Knie (Figg. 5, 6 *t.bs'*) und zieht dann medianwärts unter dem Striatum gelegen (Figg. 7, 15 *tbs*) caudalwärts, um dann in wohlbekannter Weise an der Commissura anterior angelangt und in derselben kreuzend, deren frontalen, von dem cau-

dalen wohl abgegrenzten Abschnitt zu bilden (Figg. 16, 27, 28 *ca'* und *t.bs*). An horizontalen Längsschnitten ist zu sehen (Fig. 27 links), dass aus dem Hauptbündel, an der Grenze zwischen Lobus olfactorius und den Basalganglien, feinste markhaltige Fasern absplittern und in die Faserung der Grenzschnitte zwischen diesen Theilen aufzugehen scheinen. Über die Bedeutung dieser lockeren Fasern kann ich nichts mittheilen. An den Lobus pyriformis giebt diese Bahn keine Fasern ab, wie dies Ganser für Talpa berichtet (5).

Das oben beschriebene Bündel ist der unter dem Namen Pars olfactorius commissurae anterioris bekannte Bündelzug. Sicher ist es, dass es die beiderseitigen Bulbi, und, wie wir hinzufügen möchten, auch Lobi olfactorii unter einander verbindet, es wäre darum vorzuschlagen für ihn einen solchen Namen zu wählen, der seine wahre Natur ausdrückt, also: Tractus cruciatus bulbo-lobalis olfactorii.

Mit dieser Bahn wären jene gemeinsamen nervösen Stränge, welche den Bulbus beziehungsweise auch den Lobus olfactorius mit anderen Hirngebieten oder unter einander verbinden, erschöpft, doch giebt es noch Bahnen, die ausschließlich den Lobus olfactorius mit anderen Hirngebieten in Verbindung setzen. Zu diesen gehört der Tractus lobi olfactorii, der einem Theil der Edinger'schen inneren Riechstrahlung entspricht. Dieser entspringt unter, doch seiner Hauptmasse nach lateralwärts vom Tractus cruciatus aus dem Lobus olfactorius. Die Mitralzellen des Lobus bilden eine äußerste, tief intensiv tingirbare Schicht und somit wohl umschriebene Grenze um den Lobus nach auswärts herum, und es lässt sich, wenigstens so weit die Markscheidenumhüllungen in Betracht kommen, sagen, dass die Fasern des Tractus diese Grenze frontalwärts zu nicht überschreiten. Es ist somit für die Behauptung, die Fasern des Tractus gehörten dem Lobus an, eine annehmbare Stütze beigebracht. Der Lobus opticus ist durch seine ventrale Aufbuchtung (Figg. 8, 9), welche dann mehr medianwärts nur noch durch eine seichte Querfurche (Figg. 7, 6 *fr*) angedeutet ist und welche Begrenzung auch weiter medianwärts durch die Einschnürung in der Schicht der Doppel-Mitralzellen zum Ausdruck gelangt (Fig. 5 *fr'*), wohl umgrenzt. Aus dem ventralen Theile dieses Bulbus sammeln sich die Fasern des Tractus lobi olfactorii (Figg. 5—9 *t.bip*) und ziehen dann in mehreren (wohl bis elf) Bündeln in ventralster Lage unter den Ganglien der Area olfactoria, doch in der tiefsten Lage der Hirnrinde gelegen (Figg. 16—18 *t.bip*), nach distalwärts, um sich etwa unter der Commissura anterior

zu koncentriren, was jedoch nie zur Erreichung eines kompakten Bündels führt. Lateralwärts, beiläufig in der Gegend der Commissura postoptica, trennt sich eine Summe locker zu einander gestellter Fasern, sehr wahrscheinlich Collateraläste der Hauptfasern, vom Bündel ab, biegt nach dorsal medianwärts und verästelt sich in dem ventralen, dem Thalamus opticus angrenzenden Theil des Striatums (Figg. 8, 9). Am Boden des Striatums ist jene Stelle, bis wohin jene Verästelung reicht, in Folge der Markhaltigkeit der Fasern (Figg. 8, 9, 27 *β*) sehr gut erkennbar. Es ist ein feinstes Gewirr von Fasern, das sich im übrigen Theil des Striatums nicht findet. Dieses diffuse Bündel ist das Homologon des Tractus bulbostriatus der Reptilien und möge diesen Namen beibehalten. Die Fortsetzung des Hauptbündels zieht aber dann, ohne weitere Unterbrechung in der bereits oben besprochenen Weise, gekreuzt und ungekreuzt in das Corpus mammillare. Eine theilweise Fortsetzung in das metamere Hirn findet nicht statt. Ein kleiner Theil des Funiculus lobalis endet aber, wie darüber weiter oben schon berichtet ward, in dem Ganglion hypothalamicum laterale. Diese Fasern trennen sich vom Hauptbündel dort ab, wo dasselbe aus seiner früheren corticalen Lage (Figg. 16—18 *t.bip*) in der Gegend der Commissura postoptica in den Zwischenhirnboden geräth (Fig. 19 *t.bip*) und dann sich hier mit anderen Fasersystemen vermengt (Figg. 20, 21)[1]. Es zieht dann dieses abgetrennte Bündel, sich bald darauf mit den Fasern des basalen Vorderhirnbündels verflechtend und dieselben kreuzend (Fig. 11 *t.bip*), in die dorsale Hälfte des genannten Ganglions (*ghy'*) und verästelt sich zwischen dessen Ganglienzellen.

Jenes lockere Bündel des Funiculus lobalis olfactorii, welches, wie oben berichtet wurde, lateralwärts vom Ganglion arcae olfactoriae (Fig. 17 *g.ao*) verlaufend (*g.bip'*), in den lateralen Abschnitt des Striatums gelangt, geht aber nur zum Theil in jenes markhaltige Flechtwerk des Basalganglions (Fig. 27 *β*) auf, ein Theil zieht medianwärts (*t.bip'*) und gelangt in jene präopticale Gegend, wo der Funiculus praeopticus thalami sich auflöst, und hier gleichfalls auf eine mir unbekannt gebliebene Art zur Verzweigung gelangt. Es gelangen aber Fasern aus dem Funiculus lobalis im Ganglion arcae olfactoriae zur Verästelung.

[1] Eben darum wurde es vermieden, auf diesen beiden Querschnittfiguren das Bündel genauestens anzugeben; es ist aber in dem Faserkomplex unter und etwas medianwärts von dem Ganglion hypothalamicum laterale zu suchen.

Ein anderes Bündel des Riechgebietes liegt dorsalwärts vom Funiculus lobalis und verläuft mit diesem parallel, doch stets getrennt von ihm. Es ist gleich dem Funiculus lobalis Anfangs ganz locker (Figg. 16, 17 *t.bip''*), wird aber in der Thalamusgegend zu einem im Querschnitt runden und dichteren Bündel (Fig. 18 *t.bip''*). So zieht es dann gemeinsam mit dem Funiculus lobalis weiter, um vor dem Corpus mammillare sich mit den Fasern dieses Bündels völlig zu vermengen und wohl mit diesem auch gleiche Endigung einzuhalten. Es entspringt aber dieses Bündel nicht aus dem Lobus, sondern aus dem sogenannten Streifenhügelkopf, der, obgleich mit dem Striatum auf das engste verwachsen, aus mehr als einem Grunde dem Riechgebiet zuzurechnen ist. Der Lage nach dem Ganglion areae olfactoriae der Emys gleich, stellt er phyletisch doch nur den vorderen Theil desselben vor. Er ist auch histologisch in so fern vom Streifenhügel verschieden, als er viel kleinere und dichter gestellte Ganglienzellen besitzt und sich auch intensiver färbt, u. A. auch mit Karmin, wie dieser. Trotz seines engen Anschlusses an das Striatum lässt sich dieses Ganglion bis zu einem gewissen Grade von demselben doch scheiden. So sieht man an horizontalen Längsschnitten das medianwärts mit dem Striatum verwachsene Ganglion (Fig. 27 *g.ao*) jenem gegenüber durch eine hintere und vordere Furche abgegrenzt, und diese Abgrenzung lässt sich auch auf Sagittalschnitten erkennen (Fig. 7 *g.ao*). Es bildet somit dieses Ganglion einen knopfförmigen Vorsprung am frontalen Ende des Striatums und ist lateralwärts mit diesem eng verwachsen (Fig. 15 *g.ao*). Medianwärts liegt das Ganglion dem Septum pellucidum (Figg. 15, 27 *spl*) fest an. Ich möchte es in Anbetracht des Umstandes, dass es der ursprünglichen Area olfactoria angehört, mit Geruchscentren sich vergesellschaftet und auch als der vordere Theil des Ganglion areae olfactoriae der Reptilien zu betrachten ist, nicht als Streifenhügelkopf, sondern als das Ganglion areae olfactoriae anterius bezeichnen. Bezüglich seines Baues ist es vom Streifenhügel verschieden, denn seine dichter liegenden kleineren Zellen sind koncentrisch angeordnet (Fig. 27), auch besitzt es einen kleinen oblongen Nebenkern (Fig. 15 *a*), der in seine mediane, dem Septum pellucidum zugekehrte Seite eingelagert (Fig. 27).

Gleich hinter obigem Kern, ventralwärts von der Commissura anterior, befindet sich das gleichfalls rundliche Ganglion areae olfactoriae posterius (Fig. 7 *g.ao'*). Es hat sich phyletisch aus dem hinteren Theil des Ganglions areae olfactoriae der Reptilien ab-

geschnürt. Anfangs breit und etwas abgeplattet (Fig. 16 *g.ao'*), wird es weiter distal kleiner und rund, von oben etwas eingedrückt (Fig. 17 *g.ao'*), um dann abgerundet zu enden. Es besteht aus großen multipolaren Ganglienzellen (Fig. 5 *g.ao'*), die sich öfter auch mit der WEIGERT'schen Methode schwärzen[1]. Zwischen diesen befindet sich eine starke Verästelung von markhaltigen Nervenfasern.

Jenes Faserbündel, das oberhalb des Funiculus lobalis olfactorii gelegen, mit diesem nach caudalwärts strebt, entspringt (Figg. 6, 7 mit Gelb) aus dem Ganglion areae olfactoriae anterius, durchzieht das hintere Ganglion gleichen Namens und verläuft dann in der angegebenen Weise nach hinten. Es führt außer diesen langen Fasern auch Verbindungsfasern für das hintere Ganglion mit sich, auch treten, wie GOLGI'sche Präparate zeigen, Fasern aus dem hinteren Ganglion in dasselbe ein. Es entspringt also aus beiden Ganglien. Der Name Tractus areae ad corpus mammillare passt auf dasselbe wohl am besten.

Diejenigen Faserungen, welche durch das Septum pellucidum hindurch von der Areagegend in die dorsale Hirnrinde gelangen, lassen sich je nach ihrem Ursprunge in zwei Abschnitte sondern. Aus dem Ganglion areae olfactoriae posterius entspringend, zieht der lockere Tractus areo-septalis — der Tractus cortico-olfactorius septi EDINGER's oder die sog. Fornixstrahlung in das Septum pellucidum der alten Litteratur — (Figg. 3—5, 16, 27 *rs*) in der wohlbekannten Weise in schönem Bogen medianwärts hinauf zum hinteren Balkentheil, um theils in den Gyrus ammonis zu gelangen, theils bis zu dem Balkenknie gelangend, mit dem Fornix longus gemeinsam das hinterste Ende des Balkens zu erreichen. Diese Fasern sind zum Theil wenigstens Fortsätze von Ganglienzellen des Ganglion areae olfactoriae posterius.

Von dieser Faserung wohl zu unterscheiden ist im Septum pellucidum ein frontales Faserbündel, das (Fig. 3 *tbss*) also vor dem Tractus areo-septalis liegt. Fronto-lateralwärts geht es direkt in die frontale Fornixstrahlung (Fig. 7 *F*) über und gehört eigentlich als medianer Theil dem Fasciculus olfactorio-corticalis superior (Fig. 6 *f.oc.s*) an, doch, da es auch Fasern in das Septum abgiebt, soll es hier aufgeführt werden. Es giebt bei den Reptilien einen ähnlichen Faserzug, den ich dort kurz Tractus septalis genannt habe

[1] So oft mir mit dieser Methode geschwärzte Ganglienzellen begegneten, habe ich dieselben jedes Mal so eingetragen, z. B. in der Groß- und Kleinhirnrinde.

(s. II. Theil, Figg. 12, 13 *tbss*). Gewiss sind die beiden identisch und ich behalte darum die Bezeichnung auch für das Säugethier. Es ziehen Faserzüge, ventralwärts vom Tractus cruciatus olfactoriae (Fig. 15 *t.bip*) gelegen, aus dem Lobus medianwärts, vereinigen sich dann zu einem ansehnlichen Bündel (*tbss*), das medianwärts im Septum (*spl*) aufwärts zieht. Während dieses Verlaufes zersplittert sich aber eine große Zahl von Fasern im Septum selbst und nur zwei Bündel erreichen den Balken (*Cc*), ein medianes und ein laterales. Beide legen sich der Querfaserung des Balkens an, das laterale Bündel durchkreuzt aber bald darauf den Balken und die Zellenschicht der Rinde. Es handelt sich hier somit um eine interlobuläre Associationsbahn zwischen Geruchssphäre und Dorsalrinde.

Fassen wir nun die Verhältnisse des Riechgebietes kurz zusammen, so gelangen wir zu dem Ergebnis, dass, bei im Princip gleichbleibenden Einrichtungen, hochgradige Differenzirungen im Riechgebiete der Säugethiere im Vergleich zu jenem der Reptilien sich eingestellt haben. Bezüglich des Bulbus und Lobus trifft dies allerdings nicht zu, denn sie wurden durch die hochgradigen Differenzirungen des Großhirns als äußerste Hirntheile wenig berührt, sondern ihre Verbindungen und Verbindungskerne sind es, die wir hier meinen. Es hat sich der Tractus bulbaris infero-posterior der Reptilien aufgelöst in seine Bestandtheile, die da sind: der Tractus cruciatus, Tractus lobi olfactorii und der Tractus areae. Hand in Hand damit erfolgte auch die Zweitheilung des Ganglions areae olfactoriae in einen frontalen und caudalen, von einander gut abgegrenzten Abschnitt, und das hintere Ganglion tritt nun mit dem Funiculus olfacto-habenularis in Verbindung. Da nun aber diese Verbindung bei Emys nicht mit dem Ganglion areae olfactoriae erfolgt, sondern mit einem weiter distalwärts gelegenen Theil der Area, so ist wohl anzunehmen, dass dieser Theil dem hinteren Ganglion areae olfactoriae der Maus sich angeschlossen habe.

Bei der Schilderung des Streifenkörpers oder Corpus striatum wollen wir gleich mit jenen Theilen beginnen, die dem Riechgebiete sich am meisten anschließen. Der Streifenhügelkopf oder unser Ganglion areae olfactoriae anterius hängt medianwärts zusammen mit einem Ganglion, welches von Ganser bei Talpa als Basalganglion bezeichnet wurde und welche Bezeichnung für das Kaninchen von Kölliker angenommen wurde. Es erfolgt dieser Zusammenhang durch eine ventral vom Striatum gelegene Ganglienmasse (Fig. 6 *bg*)

oberhalb der Commissura anterior. Auf einem horizontalen Längsschnitte, welcher etwas oberhalb von dem auf Fig. 27 gelegen ist, war der Zusammenhang erkennbar. Die kleine Lücke zwischen dem Ganglion areae olfactoriae (*g.ao*) und dem Basalganglion ausgefüllt gedacht durch Ganglienmasse, erhalten wir den richtigen Eindruck von jenem Zusammenhang. Das jederseitige Basalganglion liegt zwischen Striatum und Thalamus opticus (Fig. 6, 7 *bg*) und zieht, mediobasalwärts dem Striatum bezw. dem Funiculus thalamo-prosencephalicus fest anlagernd und frei in der Hirnhöhle gelegen, frontalwärts bis zum Vereinigungsstück mit dem Ganglion areae. Die Commissura anterior durchquert das Basalganglion (Fig. 16) und an dieser Stelle liegt es dem Ganglion areae olfactoriae posterius (*gao'*) auf, doch unterscheidet es sich baulich gut von diesem. Hinten setzt sich das Basalganglion bei der Maus wenigstens in das Seitenventrikel nicht fort.

Derjenige Theil des Striatum der Maus, welcher dem Nucleus caudatus der Primaten gleich kommt, ist die dorsomediane, frei in die Hirnkammer vorragende Portion am proximalen Ende. Er unterscheidet sich vom übrigen Striatum durch den gänzlichen Mangel der jenen durchsetzenden markhaltigen Fasern (Figg. 16, 17, 25 *s*). Unter dem Nucleus caudatus ist bekanntlich die Oberfläche des Striatums bereits in der Gegend, wo die Columnae nach unten biegen und bis wohin der vordere Rand des Gyrus ammonis reicht, nicht mehr frei, sondern der hier liegende Fasciculus thalamo-prosencephalicus wird von einer senkrecht gestellten Nervenfaserlage überdeckt. Diese sogenannte Markschicht führt in der Litteratur den Namen Stria terminalis (Figg. 16, 17 mit Roth). Kölliker, der diese Faserung als letzter Autor bei dem Kaninchen am genauesten untersucht hat, berichtet über dieselbe Folgendes (12, pag. 623 ff. und 20). Außer den Fasern an das Basalganglion gelangen solche in die Commissura anterior und liegen in deren dorsalstem Theil. Die erste Faserart liegt zu lateralst, dann folgen die Kommissurenbündel. Medial von den Kommissurfasern, gegen die Columnae fornicis gerichtet, liegen solche Fasern, die der Columna sich anschließen und dann in den Linsenkern, in den Nucleus amygdale von Ganser und in die graue Substanz der Spitze des Unterhorns gelangen. Es würde dann nach Kölliker die Stria terminalis »als Abschnitt der Geruchsleitung angesehen werden können und einmal zum Ammonshorn führen, andererseits zum Basalganglion, das ja ebenfalls mit dem Fornix in Verbindung steht. Und die Kommissurenfasern könnten eine Verbindung der beiden Centren der Stria herstellen«

(l. c. pag. 628). So sollen die Verhältnisse auch bei der Maus und der Katze sein.

Nach eigenen Untersuchungen an der Maus kann ich zum Theil die Befunde Ganser's und Kölliker's bestätigen, dass die Stria terminalis (oder besser Funiculi striati) eine Verbindungsbahn zwischen dem Nucleus caudatus mit basalwärts gelegenen Centren ist. Oberhalb der Commissura anterior zieht das Bündel (Fig. 16 *fst*) zuerst ventralwärts, biegt dann medianwärts auf die Kommissur und kreuzt sich in dieser Lage mit jenem der anderen Seite; die gekreuzten Fasern gelangen in das Basalganglion (*bg*). Es verbinden somit diese gekreuzten Fasern nicht Basalganglion mit Basalganglion, sondern den Nucleus caudatus der einen Seitenhälfte mit dem anderseitigen Basalganglion. Schon an dieser Stelle gelangen ungekreuzte, lateralwärts von den gekreuzten herunterziehende Fasern aus dem Nucleus caudatus derselben Seite in das gleichseitige Basalganglion. Dies ist noch mehr der Fall hinter der Commissura anterior, wo (Fig. 17) der Funiculus striati (*fst*) ausschließlich nur solche Fasern führt. Nach dem Aufhören des Basalganglions zieht ein caudalstes Bündel aus dem Funiculus striati ventrocaudalwärts in die Ammonsspalte und entfernt sich somit immer mehr von der Fornixsäule, dem es sich nie anlagert, sondern zwischen der Fimbria und Funiculus thalamo-prosencephalicus, und weiter lateralwärts zwischen ersterer und basalem Vorderhirnbündel gelegen (Fig. 25 mit Roth; Fig. 8—11 mit Gelb unter der Fimbria, *Fi*), nach lateralwärts zieht. Dann kreuzt es die beiden großen oben genannten Großhirnbündel und gelangt lateralwärts von ihnen (Fig. 26 *f.st*), um dann stets vor der Fimbria gelegen (Figg. 12, 13 *f.st*), an den Linsenkern (*st''*) zu gelangen und in demselben sich aufzulösen. Vorher aber giebt dieses Bündel aus sich ein Bündelchen ab (Fig. 13 mit Roth), das sich dann fast am Spaltenrande caudalwärts wendend, in die untere Seite der Ammonswindung (*Ga*) geräth und sich auswärts von der Faserung der Fimbria (Alveus) auflöst.

Es hat somit der Funiculus striati seinen Hauptvereinigungspunkt entschieden im Striatum, d. i. in dessen Nucleus caudatus und darum wird die Neubenennung wohl keinen Tadel nach sich ziehen dürfen. Ganser (7) lässt den ganzen Funiculus striati bei Talpa in seinem Nucleus amygdale, also eigentlich in den caudalen Kernen des Striatums enden, die er jedoch mit dem Ganglion basale verwechselt hat, wie dies aus einem Vergleich seiner Abbildung (7, Fig. 29) mit meiner von der Maus (Figg. 12, 13) erhellt.

Was nun das Corpus striatum selbst betrifft, so ist darüber die Annahme allgemein verbreitet, dass der Nucleus caudatus und der äußerste Theil des Linsenkernes, das Putamen aus der Hirnrinde stammen, u. A. soll ihre Ontogenie dafür sprechen. Für speciell den Linsenkern habe ich weiter oben Einiges angeführt, was für seine Homologie mit dem Epistriatum der Reptilien spricht, dieser stammt aber aus der Hirnrinde (s. II. Theil). Auch die Verhältnisse bei den Monotremen, auf die ich weiter unten noch zurückkommen werde, sprechen dafür, dass ein gewisser Theil des Striatums bei ihnen aus der Hirnrinde stammt. Hierzu reihen sich noch die ontogenetischen Befunde bei Placentaliern. Weniger sicher ist man über die Herkunft der beiden inneren Theile des Linsenkernes der Primaten, des Globus pallidus.

Es wird mit KÖLLIKER angenommen, dass ein bedeutender Theil der sogenannten Hirnstiele (basales Vorderhirnbündel und Funiculus thalamo-prosencephalicus) im Striatum endet oder dort beginnt und nur wenige Faserungen aus der Hirnrinde mit demselben in direkte Beziehung treten und auch diese sollen nach KÖLLIKER bei dem Menschen viel spärlicher sein als bei den übrigen Säugern. Letzteres scheint KÖLLIKER daraus zu schließen, dass bei den übrigen Säugethieren — wohl niederen Placentaliern — »der Linsenkern von einer Unmasse von Fasern durchzogen wird, die von dem Hirnstiel abstammen« (l. c., pag. 614). Um dies zu illustriren, verweist er auf seine Abbildung (Fig. 711), die einen Querschnitt des Mäusegroßhirns durch die Commissura anterior darstellt. Ich möchte aber hier gleich bemerken, dass KÖLLIKER den Vergleich des Striatums des Nagers mit jenem höherer Formen, insbesondere der Primaten nicht durchgeführt hat und was er als Linsenkern bei der Maus bezeichnet, das ganze primäre Corpus striatum der niederen Placentalier und der Aplacentalier ist, nicht aber jener Theil, der mit dem Putamen der höheren Säuger ohne Weiteres gleichgestellt werden kann. Dies folgt aus der nun zu gebenden Darstellung des Mäusestriatums.

Das Corpus striatum der Maus ist eine frontalwärts breitere, caudalwärts sich kontinuirlich verschmälernde, zum Schluss spitz auslaufende Ganglienmasse (Fig. 25 *st*), die in der frontalen Gegend, wo das Ganglion areae olfactoriae anterius mit ihm basalwärts verwachsen ist, basalwärts schmäler als dorsalwärts ist (Fig. 15 *st*), dann aber allmählich sich diese Differenz in der Breite ausgleicht in der Gegend der Commissura anterior (Fig. 16 *st*) und oberhalb des Ganglion areae olfactoriae posterius (Figg. 17, 18 *st*), seine Basis breiter als

sein dorsaler Durchmesser ist. Während sich also seine dorsale Fläche, wie oben gesagt, allmählich verjüngt (Fig. 25), verbreitert sich seine Basis bis zur oben genannten Stelle. Bis hierher nimmt das Striatum die ganze seitliche Hirnwand unter dem Pallium ein. Hinter der Verwachsung des Vorhirns mit dem Zwischenhirn behält zwar das Striatum noch seinen früheren Umfang (Fig. 18), doch bereits etwas weiter caudalwärts (Fig. 19 *st*) und dann in der Gegend des Nucleus lateralis thalami (Fig. 20 *st*) hat es nunmehr eine schmale etwa halbmondförmige Gestalt, wobei es nach auswärts mit seiner konvexen Fläche wie ehedem dem Hirnmantel anliegt, getrennt von ihm durch die Markschicht.

Das Corpus striatum wird mit Ausnahme seines caudalsten Theiles von einem ganzen System von Fasern durchzogen, ähnlich wie dies nach Gansér bei dem Maulwurfe der Fall ist, und diese markhaltigen Fasern gruppiren sich nicht zu einer »Capsula interna« wie etwa bei den Primaten, sondern sie durchziehen das Corpus striatum ganz gleichmäßig (Fig. 26). Sie kommen theils aus der Großhirnrinde, theils entstehen sie (oder endigen) im Striatum selbst, welche Zahl aber von diesen Fasern die Großhirnrinde mit dem Striatum direkt verbindet, darüber vermag ich bloß die Thatsache festzustellen, dass solche Verbindungen bestehen. Wie es am besten Sagittalschnitte zeigen (Figg. 8, 9, 27), vereinigen sich je zwei oder drei Bündel aus der Rinde kommend, unter nach ventrocaudalwärts gerichtetem spitzen Winkel und es konvergiren solche vereinigte Bündel, die auch weitere Verstärkung aufnehmen können, in ventrocaudaler Richtung immer mehr, bis sie in dieser schönen Gruppirung zur basalen Vorderhirnbahn zusammentreten (*bvhb*). Diese Bündel durchziehen, mit Ausnahme des medianen Theiles, das ganze Striatum. Ja es ziehen einzelne Bündelchen noch in gleicher Höhe mit der Commissura anterior oder ausnahmsweise selbst noch unterhalb derselben in das gemeinsame Bündel (Fig. 7). Es kommen diese Fasern nicht nur als Längszüge aus den lateralwärts vom Cingulum gelegenen Längszügen der Hirnrinde, mit dieser oft aus weit caudalwärts gelegenen Rindentheilen her (Fig. 7), sondern auch aus der ganzen frontalen Hälfte des Hirnmantels (Figg. 8—13). Und all diese Fasern, so weit sie aus der Rinde stammen, oder dort enden, gelangen sowohl aus derselben als auch aus der entgegengesetzten Seitenhälfte des Hirnmantels her, wie dies die genaue Betrachtung der betreffenden naturgetreuen Abbildungen (Figg. 15 — 20) vergegenwärtigt. Wie weiter oben aus einander gesetzt wurde, bleibt nur der mediane

Abschnitt der Hirnrinde entlang der Fissura beider Seiten für die Bildung des Fasciculus thalamo-prosencephalicus übrig, doch glaube ich auch hier, dass das Gebiet dieser Fasern in der Hirnrinde sich nicht bis zum Stirnpol erstreckt, wie hierfür die bezüglichen Abbildungen sprechen (Figg. 10—13).

Wie ich schon hervorhob, lassen all die genannten Faserzüge zwei Stellen im Striatum frei, erstens den Nucleus caudatus und dann die ventrocaudale Partie (Fig. 27), doch ist in dem dorsocaudalen Theil das Striatum von solchen Wurzelbündeln eben so durchzogen wie sonst wo (Fig. 25). Diese Züge kommen alle aus dem Occipitallappen (*a*), der sich medianwärts zum Gyrus hyppocampi einfaltet. Obgleich eine große Zahl auch von diesen Faserbündeln zur basalen Vorderhirnbahn gelangt, sind hier gewiss wie auch anderwärts solche vorhanden, welche im Striatum endigen, oder dort beginnen.

Während das ganze Striatum denselben gleichmäßigen Bau zeigt, erscheint jene caudoventrale markfaserlose Stelle je weiter caudal um so specialisirter, bis sie schließlich in zwei wohl umschriebene Kerngebiete (Figg. 20, 21), ein oberes (*st'*) und ein unteres (*st''*), zerfällt. Beide haben eine amygdaloide Form und lagern so an einander, dass ihre Spitzen nach dorsolateral gerichtet sind. Bei dem Kaninchen sollen nach KÖLLIKER beide Abschnitte in je zwei Unterabtheilungen zerfallen, was jedoch bei der Maus nicht der Fall ist. Diese beiden Kerne, sowie auch den markfaserlosen übrigen Theil des Striatums kann man bloß mit dem Nucleus lenticularis der Primaten gleichstellen. Es geht dies wohl aus dem ganzen Verhalten des Striatums hervor, doch bedarf es entschieden noch des genauen Studiums der Übergänge, die in der recenten Säugethierreihe gewiss gegeben sein werden, bevor ein endgültiges Urtheil hierüber gefällt werden kann. Es schiebt sich allmählich das das Striatum durchziehende Fasersystem, die Radiatio, bestehend aus den Faserbündeln der basalen Vorderhirnbahn und des Funiculus thalamo-prosencephalicus, zu einer Marklage, der Capsula interna der höheren Säuger, zusammen und nun liegt ein Theil des Striatums, der Nucleus dentatus, medianwärts von der inneren Kapsel, der andere, der gesammte Nucleus lentiformis, lateralwärts von ihm. Der Grund für diesen Vorgang liegt zweifellos in der schon oft erwähnten Koncentration, bedingt durch die hohe Entfaltung des Palliums und in Folge dessen an dem Raummangel im Cranium. Nun ist es klar, dass aus dem Striatum, wie es bei der Maus vorliegt, ein guter Theil dem hier verhältnismäßig

sehr geringen Nucleus caudatus sich anzuschließen hat, um für diesen Striatumtheil die Größe, wie ihn u. A. die Primaten besitzen, zu ermöglichen. Es wird also diesen Plus der faserreiche Theil des Mäusestriatums gewähren können und dann würde nur der markfaserfreie caudale Abschnitt desselben in den definitiven Linsenkern übergehen. Des Weiteren frägt es sich nur, wie die einzelnen Theile dieser primären Anlage des Mäusestriatums mit jenen des Primatenlinsenkernes, mit Putamen und den beiden Theilen des Globus pallidus, in Einklang zu bringen sind. Für die Möglichkeit, dass im Globus pallidus der Rest des Ganglion areae olfactoriae posterius einbezogen sein könnte, spricht die Thatsache, dass dies Ganglion unter der Commissura posterior liegt, während doch die beiden Theile des Globus pallidus dorsal von dieser Querverbindung sich befinden. Es könnte also bloß das Basalganglion niederer Placentalier hier in Betracht kommen, doch auch dies scheint unwahrscheinlich.

Hier möchte ich, bevor das Balkensystem besprochen werden soll, ganz kurz das Verhalten der Schichtungen des Palliums, beziehungsweise seiner Differenzirungen bei der Maus, kurz erörtern. Bekanntlich zeichnet sich die Oberfläche des Großhirnmantels der Nagethiere durch sehr spärliche Eindrücke aus und nie kommt es zu tieferen Gyrusbildungen, denn selbst bei jenen Repräsentanten, die noch die ansehnlichsten Andeutungen von Gyri aufweisen, wie z. B. Coelogenys und Cavia, sind die Eindrücke ganz oberflächliche. Lissencephal ist die Gattung Mus und Castor, worin sie also auch gewissen Insectivoren wie Talpa sich gleichstellen, doch auch bei ihnen findet sich eine frontosagittale kurze Furche. Bei Mus liegt diese Furche (Fig. 1 *s.cr*) weiter frontalwärts wie bei Castor, wo übrigens die Furche auch länger ist. Es ist dies die Coronalfurche, Sulcus coronalis. Die Bedeutung dieser Furche als sehr alte Einrichtung scheint mir nicht genügend gewürdigt worden zu sein. Nach den ältesten und somit fundamentalen Furchungen, wie die Rhinalfurche und die Fissura Sylvii, dürfte sie die älteste Furche sein. Bei völliger Lissencephali, wie z. B. bei Ornithorhynchus, fehlt sie zwar, tritt aber auch bei beginnender Gyrencephalie in allen Abtheilungen sofort auf. So ist sie bei Echidna vorhanden und wurde von Ziehen unter dem Namen Frontomarginalfurche beschrieben. Allerdings scheint sie bei der ansehnlichen Windungsbildung dieses Monotremen bezüglich ihrer Richtung modificirt, indem sie einen lateralen Verlauf nimmt. In ursprünglicher frontocaudaler Richtung

erhält sie sich bei einigen Marsupialiern (Macropus[1] und Pseudochirus[2]), bei anderen (Parameles[3]) zieht sie ähnlich wie bei Echidna lateralwärts. Ziehen, der diese Furche überall darstellt bei den von ihm untersuchten Marsupialiern, würdigt sie als Sulcus coronarius nicht, auch homologisirt er sie unter den verschiedenen Formen nicht. Auch bei anderen Abtheilungen findet sich diese Furche bei völliger Lissencephalie, so bei Midas unter den Primaten. Ich vermuthe darum, dass diese Furche, da sie eine so allgemeine Verbreitung besitzt, bei der wahrscheinlichen Polyphylie der Gyrusbildung, worauf Gegenbaur hingewiesen hat (9, pag. 764), noch an Bedeutung gewinnt. Außerdem kommt auch bei manchen Vögeln, so u. A. bei Picus, eine gleichliegende Furche vor, die der Coronalfurche bei Emys (s. II. Th.) wohl gleichzustellen ist. Es wäre somit möglich, dass es sich hier um eine alte Einrichtung, ererbt von Reptilienahnen, in der Coronalfurche der Säugethiere handelt.

Bei der Maus kommt es durch eine kleine mediane Furche (Fig. 1 *stl'*) aus der Coronalfurche zu einer kleinen medianen Lappenbildung (Figg. 5—7 *stl'*), die wohl als die erste beginnende Abgrenzung eines Stirnlappens gelten darf. Dieser Lappen ist auf den Seitenhälften öfter ungleich groß.

Eine weitere angehende Furchenbildung an der dorsalen Palliumfläche wäre eine median neben der Hirnfissur hinziehende Rinne (Figg. 16—21 *S*), die den ersten Beginn einer Fissura limbica darstellt, wobei die erste Andeutung eines Gyrus fornicatus damit auch gegeben wäre. Sonst besitzt mit Ausnahme der Rhinalfurche das Mäusehirn gar keine Furchenbildung.

Die Hirnrinde ist, wie bekanntlich bei allen niederen Säugethieren, im Verhältnis sehr groß und dick und die darunter gelegene Markfaserlage ist sehr gering (s. Taf. XX—XXIV). Am dicksten ist die Hirnrinde am frontalen Hirnpole (Figg. 4—9; Figg. 13, 14) und es zerfällt dieselbe in vier Hauptschichten, wovon die dorsalste das Striatum zonale ist. Die drei Schichten der Ganglienzelllage unterscheiden sich durch ihre verschieden intensive Färbung mit Karmin — auf ihr feineres Verhalten hin habe ich sie nicht untersucht —, so färbt sich die äußere (Fig. 15 *b*) intensiver wie die innere (*d*), und die mittlere (*c*) nimmt nur einen blassen Ton an; auch ist die Rich-

---

[1] Nach Ziehen's Abbildung Fig. 39 *ζ*.
[2] Nach Ziehen's Abbildung Fig. 85 *v''*.
[3] Nach Ziehen's Abbildung Fig. 90 *α*.

tung, welche die Längsachsen der Elemente nehmen, für die Schichten kennzeichnend. Denn während die Zellen der äußeren Zellschicht nach Art der Pyramidenzellen in der Rinde des differenzirten Palliums senkrecht zur Oberfläche des Palliums stehen, sind die Zellen, die vielleicht auch andere Form besitzen, mit ihrer Längsachse etwas parallel zur Oberfläche gerichtet. Die Zellen der inneren Schicht haben zwar auch eine senkrechte Stellung, doch sind sie dann ventralwärts, dort, wo diese Schicht allmählich anfängt niedriger zu werden, parallel zur Manteloberfläche gestellt (Figg. 15, 16, 18).

Die mittlere Schicht reicht bis zum dorsalen Theil des Palliums und hört dort plötzlich auf, die beiden anderen Schichten vereinigen sich aber zu einer einzigen durchaus gleichmäßigen Zelllage. Es reicht die Mittelschicht etwas weiter dorsalwärts in den Palliumtheil vor dem Zwischenhirne, so dass der einheitliche dorsale Rindentheil in der Zwischenhirngegend breiter als vorher ist (vgl. Figg. 15—20); sie rückt aber in der Gegend der Ammonswindung wieder weiter hinauf (Fig. 22). Während diese Schicht ventralwärts allmählich in das Gewebe unterhalb vom Striatum übergeht (Figg. 15—20), setzt sich die innere Zelllage nur in der Gegend der Commissura postoptica (Fig. 16 *d*) in den Boden des Striatums fort, sonst ist sie aber ventralwärts zu überall gut umgrenzt. In der Occipitalgegend vereinigt sie sich dann mit der oberen Zellschicht und beide biegen als einheitliche Zelllage in die Ammonsfaltung ein (Figg. 5—13), wobei die Zellschicht letzterer sofort ihre charakteristische dichte Anordnung annimmt.

Etwas eigenartig verhält sich die Schichtung im Lobus olfactorius. Hier zieht die äußere Zellschicht als dünne, dunkel färbbare Lage vom Stirnpol aus ventralwärts (Figg. 5—9) und biegt dann nach vorn zu auf den Lobus über, um gegenüber dem Bulbus den Lobus zu begrenzen, dann caudalwärts weiter ziehend vor dem Tuber olfactorius (Fig. 7 *to*) einbiegend eine Falte zu bilden, deren Kante direkt an die Markfaserlage stößt (*fr*). Der hintere Schenkel der Falte setzt sich unter dem Striatum zonale auf den Tuber fort. Die zweite Zellschicht des Bulbus ist einheitlich, setzt sich dorsalwärts in die gemeinsame Zelllage der beiden oberen Rindenzellschichten (Taf. XXI) und lateralwärts in die mittlere Zellschicht fort (Fig. 13). An der Stelle, wo die Schichten aus dem Stirnbein in den Lobus biegen, giebt es zwischen den beiden Zelllagen eine ganglienzellfreie Zwischenschicht (Taf. XXI).

Ventralwärts differenzirt sich die äußere Zelllage schon mit dem Tuber olfactorium beginnend stellenweise eigenartig. Er sendet nämlich runde Zellhäufchen aus sich in die über ihm liegende Zellschicht (Figg. 6, 7, 9, 15, 17, 18, 19 *ri*), welche aber mit ihrem Mutterboden zusammenhängen. Es sind die Riechinselchen Ganser's, die mit der Endigung des Funiculus olfactorio-corticalis in engstem Zusammenhange stehen, auf die Weise nämlich, dass die Endfasern oder deren Kollateraläste sich um diese Riechinselchen auflösen und mit den Netzfortsätzen der Zellen vermittels des centralen Nervennetzes zusammenhängen.

Zu derselben Kategorie von Bildungen gehören zwei größere runde Kerne in der Gegend der Commissura posterior (Figg. 20, 21 *nam*), die über einander lagern, aber nun von der Mutterschicht, d. i. die äußere Zelllage, sich abtrennten, doch lässt sich stellenweise der Zusammenhang des unteren Kernes mit der genannten Zelllage noch feststellen. Ich kenne die Bedeutung dieser Kerne nicht, doch ließen sie sich mit dem Mandelkern (Nucleus amygdale) des Menschen, der ja auch eine Rindenbildung ist, wohl am ehesten gleichstellen. Von diesen Bildungen ist das, was Ganser unter Mandelkern bei Talpa versteht, verschieden, denn seine Benennung bezieht sich auf die Caudalkerne des Striatums, die wir als Bestandtheile des Linsenkernes ansehen müssen.

Das Gewölbe- oder Fornixsystem ist ein Komplex von längeren Bahnen, die entweder gleiche Theile der beiderseitigen Mantelhälften unter einander verbindet oder solche mit ventralen Theilen des Vor- und Zwischenhirns in Zusammenhang bringt. Letztere Faserart gehört ausschließlich den ammonalen oder doch caudalwärtigen Theilen des Palliums an. Es lässt sich darum das Gewölbesystem des Vorhirns eintheilen in ein solches des Palliums und eines der Ammonswindung oder in ein vorderes (proximales) und hinteres (distales) Gewölbe. Das vordere Gewölbe entspricht nicht dem Corpus callosum, sondern ist nur ein Theil desselben, denn diese Bezeichnung oder noch besser sein deutsches Synonym »Balken« ist dem sagittalen Längsschnitte des oberen Gewölbetheiles angepasst, und letzteres, als der Dachtheil des ganzen Gewölbesystems, fasst Bestandtheile beider Hälften desselben, also sowohl solche aus dem pallialen als auch des ammonalen Abschnittes in sich. In diesem Sinne möchte ich die Bezeichnung Balken verwenden[1]. Dieser sagittale Längs-

[1] Die genaueste Beschreibung des Gewölbesystems hat als letzter Autor Kölliker für jenes vom Kaninchen geliefert, und ich werde mich schon darum

schnitt, also der »Balken«, ist mit einem vorn und hinten abgerundeten Stabe vergleichbar (Fig. 3 *Cc*), der beiläufig in seiner Mitte etwas eingebogen ist. Er ist von vorn nach caudalwärts gerichtet und entsprechend der Neigung der dorsalen Fläche des Vorhirns gleich dieser frontalwärts nach ventralwärts gesenkt (Fig. 4). Frontalwärts reicht er nur bis zu der Stelle, wo das Septum pellucidum sich nach hinten wölbt und endet hier in abgerundeter Form im sogenannten Balkenkopf. Der Balken besteht aus Faserquerschnitten und lassen sich an ihm zwei Theile unterscheiden. Der ganze vordere Abschnitt bis zur Einsenkung des Balkens besteht aus gröberen Fasern, die sich etwas bündelweise anordnen und den vorderen Balkenabschnitt ausschließlich bilden. Von der Einsenkung an nach caudalwärts zu wird diese Faserschicht niedriger und überzieht nun den dorsalen Theil des hinteren Balkenendes (Figg. 3, 4); auf dem Balkenknie oder dem caudalen Ende des Balkens umwölbt diese Faserlage dasselbe und hört dann allmählich da auf. Das Balkenknie mit dem hinteren Theile des Balkens, welches also bis zur Einsenkung reicht, wird dann ausgefüllt mit dem Querschnitte einer Querlage feinster markhaltiger Fasern, die der grobfaserigen Dachschicht gegenüber sich deutlich abhebt. In dieser feinfaserigen Lage verläuft dann das Balkenstück des Forel'schen Fornix longus (Fornix superior Kölliker's) als paariger Längsstrang (*Fl*), von dem jeder gegen das Balkenknie immer schmächtiger wird, bis er nach mehreren Verästelungen, die dorsal- und ventralwärts an dem Balkenrand hinziehen, schließlich in zwei feine Endäste ausläuft. Der von dem Fornix longus ventralwärts gelegene Theil der feinen Querfaserung (Fig. 3, 4 mit Violett) geht dann unterhalb der Balkeneinsenkung in die Querfaserung des Psalteriums über. Dieser »Balken« ist somit das sagittale Längsbild jenes medianen Stückes von dem Gewölbedach, das caudalwärts oberhalb und unterhalb der beiden Fornices longi (Figg. 16—21 *Fl*) gelegen ist. Querschnittbilder ergänzen dann dieses Sagittalbild, indem sie zeigen, wie die quergestellte Faserung sich in den beiden Hemisphären verhält. In dem Balkenkopf sind diese Querfasern fast nur solche, welche die beiden seitlichen Manteltheile unter einander verbinden. Diese kommen, entsprechend der halbkugeligen Oberfläche der beiden Stirnpole, in gleicher Form von allen Richtungen des annähernden Kugelsegmentes zum Balkenkopf,

an diese Litteraturangaben halten, weil wir es mit ähnlichen Zuständen, wie bei der Maus, bei dem Kaninchen zu thun haben.

um sich in demselben auf die andere Seite zu begeben. Sie ziehen in nach unten gerichtetem schönen Bogen, zwischen Pallium und Striatum gelegen, von der ventralsten Gegend der lateralen Hirnrinde zum Balken herauf. Aus der lateralen Markschicht, wie ja diese Bogenfaserung heißt, ziehen nur die medialwärts gelegenen wenigen Fasern zum Balken, denn die lateralen sind solche interlobuläre Associationsfasern, welche den ventralsten, hier oberhalb des Funiculus olfactorio-corticalis inferior gelegenen Abschnitt des Hirnmantels mit dem dorsolateralen Theil verbinden (Figg. 15, 25) und welche sich entlang des ganzen Striatums finden (Figg. 16—20). Es gesellen sich aber diesem Associationssystem auch Fasern aus dem medianen Rindentheile bei. Es ist dies ein wenig differenzirtes dorsoventrales Associationssystem des Palliums, das dann mit höherer Ausbildung der Rindensphären bei den Primaten und im höchsten Grade bei dem Menschen in seine differenzirten Komponenten zerfällt (so in Verbindungen zwischen Seh- und Sprachcentrum, und ersterem und akustischem Rindencentrum). Die anderen Fasern aus dem Pallium ziehen aber zum Balken und gelangen dann in die anderseitige Palliumhälfte.

Solche Fasern scheinen sich aus dem gesammten Pallium, insbesondere aber aus der dorsalen Hälfte zu kreuzen. Wie aber bereits schon weiter oben mitgetheilt wurde, giebt es außer diesen gekreuzten interlobulären Associationsbahnen auch solche gekreuzte Rindenfasern, die nach erfolgter Kreuzung in das Striatum gelangen (Fig. 17), um entweder, wie ich annehme, dort ab und zu zu enden oder als Fasern des basalen Vorderhirnbündels und des Funiculus thalamo-prosencephalicus ihren Lauf weiter fortzusetzen. So verhält sich dieses Querfasersystem bis zum caudalsten Ende des Balkens, wo dann die Hirnrinde sich in die Ammonswindung nach frontalwärts einfaltet (Figg. 5—7). Dem vorderen Gewölbe gehören aber auch noch Längsfasersysteme an. Es ist dies jederseits das unter dem Namen Cingulum bekannte Längsbündel, von dem bereits so viel mitgetheilt wurde, dass in ihm auch der caudale Abschnitt des Funiculus olfacto-corticalis nach caudalwärts gelangt. Das Cingulum (Taf. XXI) liegt als breites Bündel jederseits unter einer kantenförmig dorsalwärts gestellten Mark-Längsleiste, die, oberhalb der Querfaserung gelegen und lateralwärts vom Balken entlang der ganzen Sagittalfissur des Großhirns sich hinzieht. Anfangs fast nur aus Längsfasern bestehend (Figg. 9—21 *Cm*), nimmt die Kante immer mehr an solchen Fasern zu, die etwas von oben nach frontal-

wärts zu geneigt sind (Figg. 15—18 *Cm*), was daher rührt, dass solche Fasern aus der Rinde fortwährend in das Längsbündel gelangen und bei dem Eintritt in dasselbe eben jene Richtung besitzen. Viele von diesen Rindenfasern durchsetzen bloß, wie wir wissen, das Cingulum und gerathen in das Striatum. Aber trotz des fortwährenden Zuschusses nimmt das Cingulum an Höhe und überhaupt an Mächtigkeit nicht zu, was daher rührt, dass Fasern der caudaleren Gegenden in das Cingulum traten, in frontaleren Gegenden wieder in die Rinde einbiegen, oder wenn man will auch vice versa. Es sind somit die Cingularfasern longitudinal gerichtete interlobuläre Associationsbahnen, welche verschiedene Theile der Rinde mit einander verbinden. In diese Kategorie gehören dann auch die Fasern des gesammten Funiculus olfacto-corticalis superior ohne Rücksicht darauf, ob sie im Frontalpol oder in der Occipitalgegend der Rinde enden.

Hinten über das Balkenknie biegen die noch übrigen Fasern des Cingulums über dasselbe caudalwärts und gelangen die medianen unter ihnen thatsächlich an die Zellrindenschicht des Gyrus ammonis (Fig. 4), und ich nehme an, dass dies diejenigen Fasern des Funiculus olfactorio-corticalis superior sind, welche den Zusammenhang mit dem Gyrus ammonis zu besorgen haben.

Ich verlasse nun das Gewölbe des Palliums und will nun die Verhältnisse des ammonalen Gewölbes bei der Maus erörtern. In erster Linie kommt hier die Endigung des bereits weiter oben beschriebenen Tractus areo-septalis (Riechbündel Zuckerkandl's, Fornix obliquus Honegger's) zur Erledigung. Nachdem in der bereits oben ausführlichst angegebenen Weise dieses lockere Bündel aus dem Ganglion areae olfactoriae posterius entstanden und entsprechend dem Septum pellucidum — das gleich wie bei dem Kaninchen nach Kölliker keine Höhlung besitzt — einen nach frontalwärts zu gerichteten schönen konvexen Bogen beschrieben hat, gelangt es bis vor den frontomediären Rand des Gyrus ammonis. Es nimmt hier fast das ganze Septum pellucidum der Breite nach ein, woran übrigens sich auch die gleich zu erwähnenden Fasern noch betheiligen, und gelangt so von vorn her, den Gyrus allseitig umfassend, in die äußere Faserlage desselben, in das sogenannte Subiculum (Figg. 16, 23 *rs*) — wie dies auch eine vorzügliche Abbildung Kölliker's (l. c., Fig. 800) für das Kaninchenhirn darstellt. Ein Theil dieser Fasern (Fig. 25 *Ps*) legt sich an die Fimbrie und gelangt gleich dieser in die mehr lateralen Theile des Gyrus ammonis. Ein

medianer, geringerer Abschnitt zieht aber, anschließend an den Fornix longus (Fig. 4) und mit diesem völlig vermengt im hinteren Balkentheil, weiter caudalwärts und endigt mit diesem[1].

Der Fornix longus, dessen ventrale, nach frontalwärts zu bogenförmig gekrümmte Fortsetzung die jederseitige Columna fornicis ist, verbindet bekanntlich den Gyrus ammonis mit dem Ganglion s. Corpus mammillare. Es ist darum wohl nicht zutreffend, wenn Kölliker sagt (19, pag. 779), der Fornix longus »ende im Septum pellucidum und in den Säulchen des Gewölbes«, denn das was Kölliker aus dem Fornix longus in das Septum gelangen lässt, ist der bereits oben beschriebene Theil aus dem Funiculus olfacto-corticalis superior. Sehr treffend sind dagegen Kölliker's Angaben über den Ursprung des Fornix longus aus der oberflächlichen Lage des Ammonshornes aus dem Subiculum. Doch möchte ich dazu bemerken, dass jene Fasern, die aus dem dorsalen Theil der oberflächlichen Faserlage des Gyrus ammonis oder des Alveus herzukommen scheinen, eigentlich auch aus dem Subiculum herrühren und sich jener Faserlage bloß für kurze Strecken angeschlossen haben, um dann durch den ventralen Abschnitt des hinteren Balkens in den Fornix longus zu gelangen. Das Gleiche gilt von jenen dorsalwärts durch den Balken zum Fornix longus hinziehenden Fasern. Auch diese gelangen aus der Zellenschicht des oben in die Ammonsfalte sich umbiegenden Rindentheils, des Subiculums (Taf. XXI *SC*), über dem Balken.

Meiner Erfahrung nach entspringt (oder endigt) der Fornix longus im Subiculum und nicht aus der eigentlichen Ammonswindung, wie dies Ganser für Talpa berichtet. Die so allmählich, oft bis zur Balkeneinsenkung sich sammelnden Bündel vermehren dann den Fornix longus immer mehr (Fig. 3 *Fl*), bis er dann, jederseits ein ansehnliches Bündel unter dem Balken bildend (Figg. 16—21 *Fl*), schließlich im Septum pellucidum einen Bogen beschreibt und als Columna fornicis weiter zieht. Seine topographische Lage ist besser bekannt, als dass ich mich hier darauf ausführlicher einlassen müsste. An der Stelle, wo die Columnae nach hinten biegen, also oberhalb der Commissura posterior, liegen sie im Septum pellucidum ganz nahe bei einander (Fig. 16 *Cf*), fahren aber dann, medianwärts von

[1] Darum aber behaupten zu wollen mit Kölliker, der Fornix longus wäre bloß ein Theil der »Riechstrahlung« und könne »nur im Zusammenhange mit dieser richtig aufgefasst werden« (20, pag. 49), wäre kaum zulässig.

den Basalganglien gelegen, immer mehr aus einander (Fig. 17 *Cf*), was auch im Zwischenhirnboden fortdauert (Figg. 18—20 *Cf*), bis sie, etwas mit einander konvergirend (Fig. 27 *Cf*), endlich vor dem Corpus mammillare anlangen (Figg. 21, 22 *Cf*; Figg. 4—7 *Cf*). Hier enden sie dann im lateralen Theil des unpaaren Mammillarkernes, welcher Kerntheil, wie schon oben erwähnt wurde, eine besondere Differenzirung aufweist.

Mit den Columnae fornicis nicht zu verwechseln sind zwei andere Säulen direkt aus den Ammonswindungen bei der Maus, welche bei vielen höheren Säugethierformen mit ersteren wohl vereinigt sein könnten und darum unbekannt blieben; diese nenne ich die Columnae ammonis. Als ziemlich breite, von frontal nach caudalwärts zu zusammengedrückte bandförmige Bündel (Fig. 17 *F'*) ziehen sie aus dem frontalen medianen Theil der Ammonswindungen an der Stelle, wo sich dieselben berühren, also gleich hinter dem Septum pellucidum (Fig. 4 Violett), und medianwärts von den medianen Enden der Fimbrien (Fig. 17 *Fi*), nach ventralwärts. Die senkrechten Säulen konvergiren dabei etwas mit einander und berühren sich schließlich unten am Boden des Vorhirns, medianwärts von dem jederseitigen Basalganglion (*bg*). Hier unten liegen sie dann den Columnae fornicis von hinten fest an. Gleich hinter der Commissura anterior trennt sich ein ansehnliches Bündel von jeder Columna ammonis ab (Fig. 4 *β*), zieht lateralwärts von der Columna fornicis nach unten, um dann in dem vorderen Abschnitt des Ganglion areae olfactoriae posterius (*g.ao*) sich völlig aufzusplittern. Vom Rest der Columna ammonis ziehen noch einige wenige Fasern (Figg. 4, 17 *β'*) neben der Hirnhöhle hinunter in die präopticale Gegend, und das Übrige schmiegt sich der Columna fornicis so fest an, dass ich nichts weiter darüber feststellen konnte.

Die beiden Gyri ammonis werden bekanntlich durch ein ganzes Kommissurensystem unter einander verbunden. Es wird die ganze nach innen dem Ventrikel zugekehrte Seite des Gyrus ammonis von einer Faserlage umgeben, welche den Namen Alveus führt. Dieser Alveus enthält Fasern zweierlei Art, erstens Commissuralfasern, welche verschiedene Theile der beiden Ammonshörner unter einander verbinden und dann solche, die diese mit anderen Hirntheilen in Zusammenhang setzen. Der ganze unter dem Fornix longus gelegene Theil des feinfaserigen Balkenabschnittes gehört zum Alveus (Figg. 3, 4 mit Violett). Und diese Querfaserung ist dann an der Stelle, wo die beiden Gyri an das Septum pellucidum

stoßen, am mächtigsten (Fig. 16). Man nennt hier das Querfasersystem Psalterium (Fig. 4 *Ps*). In der ganzen dorsalen Faserlage, dem Alveus der Gyri ammonis, lassen sich aber zweierlei Fasern unterscheiden; erstens solche, die als Kreuzungsfasern aus dem anderseitigen Gyrus herrühren und diese bilden eben eine kleine Brücke (Psalterium dorsale, KÖLLIKER) zwischen den beiden sich berührenden Gyri (Figg. 17—21 *Fi'*), dann solche, welche aus dem gleichseitigen Gyrus weiter in die Bahnen des Ammonshornes gelangen. Die gekreuzten Fasern können stellenweise auch eine deutliche Kreuzung aufweisen, was aber weiter von keinem Belange ist, gleichviel ob diese dorsalwärts sich neigt (Fig. 20) oder im Psalterium anzutreffen ist. Die gekreuzten Fasern können wieder solche sein, welche beide Ammonshörner unter einander verbinden (Fig. 23), — und zu diesen gehört ja auch ein Theil der Fimbriafasern, — ferner solche, die sich den Bahnen des Gyrus auf der anderen Seite anschließen. Es erhält dann jede Bahn Fasern aus beiden Ammonshörnern. Auf diese Weise bildet sich der Fornix ammonis (Figg. 4, 17 *F'*) und so ist auch das Verhalten der Funiculi areoseptalis zu den Gyri ammonis aufzufassen. Es treten aber solcherweise sich sammelnde Bündelchen aus dem Psalterium in das Septum pellucidum (Fig. 5) und endigen oder beginnen dann dort; diese sind aber vielfach vermengt mit den Fasern aus dem septalen Riechbündel. Solche Fasern aus beiden Gyri sind es auch, welche gleich hinter dem Septum pellucidum ein kleines Bündelchen bildend (Fig. 17 *as*), unter dem Corpus callosum gelegen lateralwärts ziehen und sich in den Nucleus caudatus (*ncd*) einsenkend, so eine Verbindung zwischen diesem und den Gyri ammonis herstellen. Es sammeln sich des Weiteren die Fasern aus dem Psalterium zu je zwei mächtigen Strängen (Figg. 25, 26 *Fi*), von welchen jeder dann ventralwärts dem vorderen, in die Ventrikel eingestülpten Rand des betreffenden Gyrus angelagert und von diesem fortwährend Fasern beziehend (Figg. 7—11 *Fi*), bis zum äußersten Theil des Gyrus gelangt (Fig. 25). Es ist dies die Fimbria. Es führt die Fimbria dreierlei Fasern in sich. Erstens sind es Fasern, welche die verschiedensten Theile der Ganglienzellschicht desselben Gyrus mit einander in Verbindung bringen, zweitens solche, die die verschiedensten Theile eines Gyrus mit den gleichen Theilen des anderseitigen Gyrus in Konnex versetzen und schließlich Fasern des gleichseitigen Gyrus mit dem Septum und dem Ganglion areae olfactoriae verbinden (Fig. 25 *Ps*).

Bevor die Fimbria den lateralsten Theil des Gyrus erreicht hätte, löst sich von derselben ein Theil ab, und dieses Bündel (Fig. 21 *Fi'*) senkt sich dann, medianwärts dem Endtheil des Striatums fest angelagert, in die Tiefe der jenem angrenzenden Rinde ein. Hier theilt sich das Bündel und während seine laterale Portion zwischen den beiden Kerntheilen des Linsenkernes sich aufwärts krümmt, um nun in diesem zu enden, löst sich der medialwärtige Theil in der Nähe der beiden Nuclei amygdali (*nam*) völlig auf. Es verbinden sich somit die Gyri ammonis nicht nur mit dem Nucleus caudatus, sondern auch mit dem Linsenkern des Striatums.

Kölliker kennt diese Verbindung beim Kaninchen eben so wenig wie Ganser bei Talpa und beide geben an, dass unser eben beschriebenes Bündel, das sie abbilden (7, Fig. 716; 5, Fig. 29 *Str'*), das Endstück der Stria terminalis oder des Funiculus striatus sei. Dieser Irrthum rührt wohl daher, dass wenigstens bei dem Kaninchen diese beiden Bündel fest an einander lagern, was übrigens auch bei der Maus der Fall ist. Dann aber scheint Kölliker den deutlichen Zusammenhang mit der Fimbria auf Querschnitten übersehen zu haben. Ich habe aber daraufhin auch die bezüglichen Sagittalschnitte genau besehen und auf meiner Abbildung (Fig. 12) sieht man auch dann deutlich den Zusammenhang des betreffenden Bündels mit der Fimbria (*Fi*), wenn man sich die beiderlei Farben, mit denen ich die Fimbria und den Funiculus striati zeichnete, wegdenkt. Es ist ferner dieser Zusammenhang auch sehr gut an einem Querschnitt Ganser's beim Maulwurf zu sehen (5, Fig. 19 rechts).

Es konnte nicht in meinem Plane liegen, die feineren Strukturverhältnisse des Gyrus ammonis zu verfolgen, um dann den Vergleich mit den, besonders von Golgi zu großer Vollkommenheit geförderten Bau des Ammonshornes des Menschen anzustellen. Außerdem liegt ja auch die Bearbeitung der feineren Struktur des Ammonshornes der Katze und des Kaninchens durch Kölliker in seinem Handbuche vor. Auch geht die Lage der Fascia dentata (Fig. 29 *Fd*) und die Zellschichtung bei der Maus aus meinen verschiedenen Schnittbildern hervor und es zeigt sich, dass die Fascia dentata oder besser Gyrus dentatus eine sekundäre Einstülpung der ursprünglichen Haupteinstülpung des Gyrus ammonis ist (Fig. 26) und als solche bereits sehr früh auftreten musste während der Phylogenese, da er auch bei Echidna vorkommt (Fig. 45, 46 *Fd*). Bemerken möchte ich nur noch, dass bei der Maus die interlobuläre Associationsverbindung zwischen dem dorsalen Theil der Ammonsfalte, be-

ziehungsweise dessen Pyramidenzelllage und der Ganglienzellschicht des Subiculum als markhaltiges Fasersystem sehr stark entwickelt ist, wie dies an sagittalen Schnitten (Figg. 5—13) gut zu sehen ist.

Hier wäre noch, bevor ich die Differenzirungen des Großhirns der Maus mit jenen niederster Aplacentalier vergleichen möchte, der hintere Abschnitt der Commissura anterior zu besprechen. Dieser verläuft nach Ganser (7) bei Talpa und dem Kaninchen in querer Richtung, den Linsenkern des Striatum durchbrechend, lateralwärts und giebt Bündel an den Lobus pyriformis ab, um dann, in die Capsula externa gerathend, — wie dies auch Rabl-Rückhardt (23) für Xenurus gut dargestellt hat — von hier aus weitere Fasern dem Lobus pyriformis zukommen zu lassen. Auch der »Nucleus amygdale« soll von ihm Fasern beziehen. Letztere Angabe wird von Kölliker nach Untersuchungen an Kaninchen, der Maus und der Katze, in so fern als unsicher betrachtet, da bei diesen Thieren kein dem Mandelkern des Menschen homologes Gebilde vorkommt. Ich meine aber, Ganser's Mandelkern würde den hinteren Kernabschnitten des Linsenkernes entsprechen und dann würde sich diese Verbindung auf das Striatum beziehen (7, 8).

Der hintere Theil der Commissura anterior (Fig. 16 *ca'*) durchsetzt in querer Richtung bei der Maus, und so wird es auch bei vielen anderen niederen Placentaliern sein, nicht den frontoventralen Abschnitt des Striatums, sondern jederseits das Ganglion basale (*gb*). Wenngleich auch die Mehrzahl der Querfasern diese Ganglien bloß durchsetzen (Fig. 16), so hat es doch auf horizontalen Längsschnitten allen Anschein dafür, dass diese Querverbindung auch Verbindungsfasern für die beiden Basalganglien in sich führt (Fig. 27 *ca'*); es strahlen nämlich viele Fasern in das betreffende Ganglion aus. Das Gros des Bündels durchzieht aber, wie gesagt, dies Ganglion und gelangt, unter dem Corpus striatum gelegen, bis an die Marklage der Rinde oder an die sog. Capsula externa. Hier biegen viele seiner Fasern nach caudolateralwärts und gelangen auf diese Weise zum Theil in den ventrocaudalen Abschnitt des Striatum (Figg. 17—20), zum größten Theil aber in den Lobus pyriformis (Fig. 11 *ca*). Sie verbinden somit diese Theile beider Seiten unter einander, was ja mit den Verhältnissen bei den Reptilien in völligem Einklang steht.

Ganser berichtet, dass auch aus dem frontalen Abschnitt der Commissura anterior, also der Verbindung zwischen den beiderseitigen Bulbi und Lobi olfactorii noch Fasern in den Lobus pyriformis gelangen würden und Kölliker bestätigt diesen Befund für das Kaninchen,

kann jedoch bei der Maus solche Fasern nicht finden. So ging es auch mir. Es wäre demnach wohl möglich, dass solche Fasern aus dem hinteren Kommissuren-Abschnitte dem vorderen sich bloß angeschlossen hätten, wie beim Kaninchen.

Es mögen hier noch gewisse Verhältnisse im Vorhirn von Echidna besprochen werden, um dann mit Hilfe derselben einige allgemeine Gesichtspunkte bezüglich des Vorhirns festzustellen. Bekanntlich tritt bei den Monotremen in der einen Gattung eine vollständige Lissencephalie (Ornithorhynchus) und in der anderen eine höchst vorgeschrittene Gyrencephalie (Echidna) auf, und trotz diesem letzten Verhalten fehlt auch der Echidna eben so ein echter Balken, wie der lissencephalen Form. Das ist ein Beweis dafür, dass das Zustandekommen eines Balkens nicht von einer bloßen Oberflächenvergrößerung des Palliums bedingt wird. Thatsächlich ist die Gyrusbildung bei Echidna eine schon ungemein vorgeschrittene. Hierbei gelangt die Abgrenzung des Riechhirns dem übrigen Pallium gegenüber zur vollen Geltung. Da Ziehen von vorn herein die Haltbarkeit der Begrenzung eines Rhinecephalon bezweifelt und diese Bezeichnung nur »für die basalwärts von der Fissura rhinalis lateralis gelegene Rindenregion benutzt« (31, pag. 8), so bleibt Manches, was mit dem Begriff Riechhirn sich ziemlich deckt, bei Echidna unberücksichtigt. So finde ich, dass der durch die Fissura rhinalis medialis (Fig. 42 *srhi*) und lateralis (Fig. 43 *srhe*) gut begrenzte ventrale Theil des Rhinencephalons (*m*) distalwärts (*m'*) in einen mächtigen Gyrus (*go'*) umbiegt, und dass dieser, begrenzt gegen das übrige Pallium durch einen ansehnlichen Sulcus (*p*), der Fossa postsylvia anterior Ziehen's, vorn, etwa in der gleichen Querebene mit den Vorhirnkommissuren, umbiegend, dann zuerst dorsocaudalwärts und dann dorsalwärts ziehend, sich zwischen das übrige Pallium und das Kleinhirn einschiebt (Figg. 42, 43 *go*). Es ist dies ein immenser Gyrus occipitalis (Figg. 45, 46 *go*), dessen medialer Rand sich in den Gyrus ammonis (*Ga*) einfaltet, von diesem hinten durch den Sulcus rhinalis nicht getrennt wird und darum wohl mit dem ganzen Gyrus pyriformis der Placentalier verglichen werden kann, da er von diesem im engeren Sinne nicht abgegrenzt ist. Es gelangt also bei Echidna, möge man gegen die übliche Auffassung eines Rhinencephalons einwenden was man wolle, ein solches deutlich zum Ausdruck. An diesem mächtigen Gyrus occipito-pyriformis der Echidna sind noch

viele Furchen von geringerer Tiefe zu vermerken. An einem der schönen Lichtdruckbilder Retzius' (30) ist der Zusammenhang dieses mächtigen Occipitallappens mit dem Gyrus pyriformis im engeren Sinne (auf Taf. X, Fig. 1 links) gut zu sehen. Bei Ornithorhynchus, wo ja äußerlich eine Abgrenzung des Hirnmantels nicht zum Ausdruck gelangt, ist dieser Occipitallappen doch bezeichnet durch eine dorsoventrale Furche an der medianen Pallialwand. Hier sind nach Eliot Smith (27), im Gegensatze zu Ziehen's Darstellung, an der medianen Mantelseite drei solche Furchen vorhanden, die den Mantel in vier Abschnitte zerlegen. Der hinterste dieser Abschnitte, der an Umfang die drei vorderen übertrifft (l. c., Fig. 2), entspricht dem großen Occipitallappen der Echidna.

Es ist wohl anzunehmen, dass dieser große Gyrus occipito-pyriformis der Monotremen dem ganzen caudalen Abschnitte des Reptilienhirns entspricht.

Das übrige Pallium, von seitlich viereckiger Figur, besitzt viele Fissurae, die an meinem sehr alten Thiere etwas verschieden gestaltet sind von denen, die Ziehen abbildet, doch sonst mit Ziehen's Darstellung sich in Einklang bringen lassen. Auch die mediane Längsfissur, Ziehen's Fissura vallaris (Fig. 42), war bei meinem Exemplare viel ansehnlicher, wie sie Ziehen für seine Exemplare darstellt. Auch vermisse ich bei Ziehen die Erwähnung und Darstellung eines kleinen doch deutlichen Gyrus, der sogar eine seichte Längsfissur aufweist, das frontalste Ende des Gyrus dentatus (Fig. 42 *gs*). Auch bei Ornithorhynchus, wo Ziehen diesen vordersten Theil des Gyrus dentalis abermals vermisst, kommt er nach Eliot Smith (27, Fig. 2 *fasc.dent*) in wohl ausgebildeter Form, doch weniger umfangreich wie bei Echidna, vor.

Der sagittale Hirnlängsschnitt der Echidna zeigt folgende Verhältnisse. Der Boden des metameren Hirns besitzt eine sogar sehr starke Brücke und oben hat die Hirnhöhle eine geringe Querfurche (Fig. 42 *n*), die jedoch dem Sulcus interencephalicus der Fische und Reptilien nicht entspricht, denn diese Grenzmarke ist völlig geschwunden. Der Lobus opticus ist bereits in einen Vierhügel umgebildet, wie dies ja wohl bekannt ist, doch kommt die Abgrenzung in der Mediane noch nicht deutlich zum Ausdruck, so dass hierin primäre Zustände für die Säugethiere zu erblicken sind. Die länglichen Habenularganglien oberhalb vom Thalamus (*th.o*) sind größer wie bei den Placentaliern. Vor der Choroidealfaltung geht das dünne Zwischenhirndach gerade hinter der Fimbriakommissur (*Fc*) in die Schlussplatte über, welche

eben jene Kommissur, so wie die darunter gelegene, bekanntlich sehr bedeutende Querverbindung in sich schließt. Unterhalb der großen Kommissur ist der Hirnboden noch sehr mächtig und geht dann hinter dem Chiasma in eine sehr dünne Lamina postoptica über, die sich dann hinten in den soliden Recessus infundibuli fortsetzt.

Von den beiden Kommissuren wissen wir seit dem Befunde Eliot Smith's, dass die obere und schwächere eine echte Hippocampusverbindung, oder wohl besser Fimbriakommissur ist, da sich ja ihre beiden lateralen Fortsetzungen als echte Fimbrien, die Gyri ammonis unter einander verbinden. Ein horizontaler Längsschnitt, der nach Weigert's Methode behandelt wurde (Fig. 45), zeigt deutlich dieses Verhalten. Es zieht aus der Fimbriakommissur (*Fc*) die mächtige Fimbria, hinten mit dem Gyrus dentatus (*Fd*) eng verwachsen, lateralwärts, umgiebt den Gyrus ammonis von innen allseitig und gelangt ihr hinterstes Ende in den großen Gyrus pyriformis, wie dies Ziehen richtig angiebt (nach innen in den Occipitallappen). Dieser hinterste Abschnitt der Fimbria ist wohl jenem geringen Theil der Fimbrialfaserung der Maus gleichzustellen, die in der Nähe der Nuclei amygdali des Lobus pyriformis sich auflösen (Fig. 21); er ist also keine Bildung eigener Art für Echidna, nur ist er entsprechend dem mächtigen Gyrus pyriformis entwickelt.

Stellenweise findet sich in der dorsalen Hälfte der Fimbria noch gangliöses Gewebe. Ähnlich wie bei den Placentaliern gelangt in den Gyrus ammonis und somit ja zuvor in die Fimbria, die Endfaserung des Funiculus areae septalis (Fig. 45 *rs*)[1], welche in Form eines sichelförmig gebogenen Wulstes jederseits in der verdickten Schlussplatte von unten her die Fimbriakommissur erreicht (Fig. 42 *rs*) und zuletzt auch von Ziehen unter dem nichts präjudicirenden Namen Fasciculus annularis anterior (3, pag. 16) beschrieben ward.

Die untere mächtige Kommissur, die in Folge ihres Umfanges stark in die Hirnhöhle vorspringt und dort eine quere wulstförmige Erhabenheit vorstellt (Fig 42 *C*), entspricht nicht, wie es vermuthet wurde, einer Commissura anterior der Placentalier, sondern fasst diese bloß in sich. Das große Plus, was sie dieser Kommissur gegenüber besitzt, sind echte Balkenbestandtheile, d. i. Querfaserungen, welche die beiden Hemisphärenhälften unter

[1] Für das Riechbündel Zuckerkandl's erklärt neuerdings auch Eliot Smith (26) diese Faserung.

einander verbinden. Ein horizontaler Längsschnitt, behandelt nach Weigert, giebt hierüber volle Aufklärung. Es zieht die Capsula externa oder die Faserung unter der Rinde (Fig. 46 *α*), die ja überall in die Gyri fortsatzförmig hineinreicht und ja auch in den Gyrus pyriformis sich erstreckt (Fig. 45), sammt ihren Fasern frontalwärts und diese begeben sich, in so fern sie als interlobuläre Associationsbahnen der gleichen Seitenhälfte nicht zurückbleiben, in den oberen Theil der großen unteren Kommissur (*C*), wo dann die Durchquerung stattfindet. Der untere Theil dieser großen Kommissur führt die Fasern des Tractus olfactorius cruciatus und dann jene Bestandtheile, welche noch der Commissura anterior der Placentalier eigen sind. Es muss also aus dieser großen Kommissur der primäre Balken der Marsupialier abgeschieden werden, welcher sich dann später zu dem Balken der Placentalier entfaltet, indem durch den Hinzutritt der Fimbriakommissur der Balkenkörper gebildet wird. Jener Gyrus aber, der oberhalb der Fimbriakommissur gelegen ist (Fig. 42 *gs*), erinnert eher an die Zustände der Reptilien, wenngleich, wie wir es im II. Theile sahen, die Kommissurenverhältnisse des Vorhirns der Monotremen mit jenen der Reptilien sich nicht direkt vergleichen lassen. Es ist dieser Gyrus (Fig. 44 *gs*) mit dem Gyrus fornicatus der Reptilien (s. II. Th., Figg. 13, 14 *gfr*) wohl vergleichbar, doch ist es unwahrscheinlich, dass er mit dem Gyrus fornicatus der Placentalier etwas zu schaffen hätte, vielmehr ist anzunehmen, dass er das vordere Ende des Gyrus dentatus darstellt, denn er setzt sich in diesen weiter distalwärts zu fort. Außerdem setzt das Auftreten eines Gyrus fornicatus einen Fornix voraus, und zwar einen von mächtiger Ausbildung, wie ihn die Nagethiere besitzen. Er ist zwar bei Echidna gegenüber dem hinteren Abschnitt des Gyrus dentatus (Fig. 44 *Fd*) oben durch eine Einkerbung begrenzt, was jedoch keine absolute Begrenzung vorstellen dürfte.

Nach innen setzt sich die weiße Markmasse auf die innere Seite des fraglichen Gyrus fort und von diesem kontinuirlich auf den Gyrus dentatus (Fig. 44), der an dieser Stelle sehr mächtig ist und nach der Peripherie zu ein eigenartig sägeförmiges Strukturbild zeigt.

Das Corpus striatum ist bekanntlich auch bei Echidna ein ansehnliches Gebilde (Figg. 44, 45 *st*) von länglicher Gestalt und wird von den Fasern des basalen Vorderhirnbündels und des Funiculus thalamo-prosencephalicus durchsetzt (Fig. 46 *st*). Sein frontales Ende (Fig. 48 *st*), das ja der Lage nach dem Nucleus dentatus entspricht,

liegt frei in der weißen Markmasse. Sonst ist bei Ziehen eine ausführlichere Beschreibung des Corpus striatum zu finden, als ich nach dem einzigen Exemplar, das mir zur Verfügung stand, zu geben vermöchte, und ich will hier darum nur noch auf einen einzigen Punkt die Aufmerksamkeit zukünftiger Untersucher lenken. Ich kann nach meinem spärlichen Material nicht entscheiden, ob jene hinteren Kerntheile des Linsenkernes, die bei Nagern und auch Talpa bekannt sind (Figg. 20, 21 *st'*, *st''*), bei Monotremen vorkommen oder nicht. Ich finde aber bei Echidna einen grauen Kern in der weißen Markmasse oder der Capsula externa (Fig. 44 *st'*), welcher etwas viereckige Kern weder mit dem Striatum noch mit der Rinde mehr zusammenhängt. Es handelt sich hier wenigstens um einen Theil des von der Rinde abgeschnürten Linsenkernes, das Epistriatum der Reptilien. Einen länglichen Linsenkern beschreibt und bildet ab Ziehen von dem Marsupialier Macropus; mit diesem Kern ist, abgesehen von der Gestalt, jener von Echidna gewiss homolog.

Zwei Punkte wären hier noch zu berücksichtigen. Die Phylogenese des Balkens wurde seit Flower (4) so aufgefasst und auch Gegenbaur (9) leitet die Herkunft des Balkens auf jene Weise ab — und dafür scheinen die sagittalen Durchschnitte der Hirne von Echidna, Phascolomys, Erinaceus und Lepus sehr geeignet —, dass an den frontalen Theil der Fimbria- oder Hippocampuskommissur der Monotremen bei den Marsupialiern eine neue Kommissurenbildung herantritt, welche dann, in Vereinigung mit jener allmählich sich vergrößernd, wie hierfür Phascolomys und Erinaceus deutlich sprechen, die Zustände der Nager erreicht. Hierzu möchte ich bemerken, dass, wie ja oben gezeigt wurde, jene erste Balkenanlage keine Neubildung bei den Marsupialiern ist, sondern aus der großen unteren Vorhirnkommissur sich abschied und dann der Fimbriakommissur sich anschloss. Für diesen Übergang kennen wir aber heute noch keinen Repräsentanten aus der Reihe der Beutelthiere, denn Phascolomys stellt diesbezüglich schon ein weit vorgeschrittenes Stadium der Balkenentfaltung vor. Wie ich aber aus Ziehen's wörtlicher und bildlicher Darstellung entnehme, giebt es Marsupialier, so Pseudochirus und Paramcles, die diesbezüglich ursprünglichere Verhältnisse besitzen als der Nagebeutler. Sollte aber auch bei jenen Formen der direkte Anschluss nicht mehr sich vorfinden, so wird gewiss die Ontogenie jener Formen den Anschluss liefern.

Es wäre aber auch sehr leicht möglich, dass die Balkenausbil-

dung bei den Placentaliern ganz unabhängig von den Marsupialiern, wenn auch in gleicher Weise wie bei ihnen, sich vollzog, und es wären dann die Chiropteren gewesen, welche die Balkenbildung einleiteten. Hierfür sprechen neue Befunde Eliot Smith's. Obgleich dieser verdiente Hirnforscher der Meinung ist, dass ein Theil der Fasern in der Commissura anterior der Aplacentalier den Balkenfasern der Placentalier entspreche (27), lässt er doch den Balken nicht aus dieser Kommissur entstehen. Er bezeichnet jenen Raum zwischen den beiden Großhirnkommissuren als Kommissurenbett und rechnet ihn zur Lamina terminalis, und hier soll nun zuerst bei den Placentaliern ein echter Balken auftreten und zwar bei Chiropteren, wie Nictophilus und Miniopterus (25, 26). Es sind dies Kreuzungsfasern, die nicht aus der oberen oder Fimbriakommissur stammen und an Zahl bei Pteropus zunehmen und den postkommissuralen Theil des Ammonshornes weiter caudalwärts schieben. Eliot Smith, der ja den Marsupialiern durchgehends eine beginnende Balkenbildung wohl mit Unrecht abspricht, bringt die bekannten Verhältnisse von Phascolomys mit einer beginnenden Balkenbildung auch nicht in Zusammenhang.

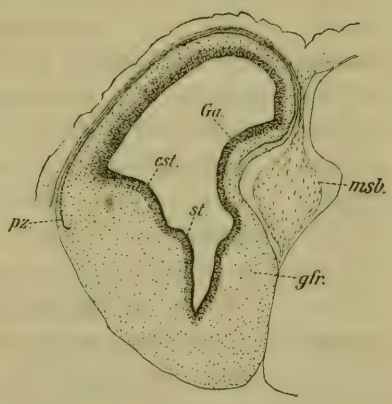
Nach diesen Beobachtungen bei Chiropteren wäre es somit leicht möglich, dass die Balkenbildung bei Aplacentaliern und Placentaliern ganz unabhängig von einander, aber durchaus in gleicher Weise aus Monotremenverhältnissen heraus erfolgte. Dies erfolgte aber keineswegs durch Neubildung von Balkenfasern im »Kommissurenbett«, wie dies Eliot Smith angiebt, sondern durch Abscheidung aus der großen unteren Großhirnkommissur.

Die Ausbildung eines Balkens ist, so heißt es, die direkte Folge der Massenentfaltung des Großhirnmantels. Es ist aber dieser Satz mit Berücksichtigung der starken Gyrusbildung des Palliums von Echidna nur mit Beschränkung zulässig, denn man fragt sich unwillkürlich, warum es dann bei Echidna zu keiner Balkenbildung gelangte. Es ist ja richtig, bei Echidna macht die Querverbindung für die beiden Mantelhälften den größten Theil der großen Vorhirnkommissur aus, doch ist diese Fasermasse noch lange nicht im Verhältnis zu jener, welche diesbezügliche Fasern der Balken der Nager z. B. aufweist. Darum möchte ich hier daran erinnern, dass der Hirnmantel aus physiologischen Einzelfeldern sich aufbaut, doch ein großer Theil nach Flechsig's (5, 6) Befund nur Associationsgebiete darstellt, die durch Verbindungen mit den obigen Distrikten durch interlobuläre Associationsbahnen in Verbindung stehen, und in der

Zunahme dieser Associationscentren beruht zum Theil die höhere Potenz der Intelligenz eines Säugethieres. Zu solchen Associationsbahnen gehören aber zweifellos auch gekreuzte Fasern. Nimmt also die Intelligenz einer Säugethierform zu, so werden sich jene Associationsgebiete vermehren müssen und mit ihnen auch die Zahl der gekreuzten Associationsbahnen; nimmt eine Hirnrinde bloß zu ohne höhere Intelligenz, so werden eben jene Bahnen sich nicht vermehren müssen und es ist dann die Vergrößerung des Palliums kein Grund zur Entfaltung eines starken Balkenkörpers, wie bei Echidna. Die Zunahme aber jener Centren und ihrer Bahnen in der stufenweisen Vervollkommnung der Säugethierreihe ist der direkte Grund für eine Balkenbildung.

Fassen wir zum Schluss das bisher über das Vorhirn Bekannte kurz an der Hand eines Querschnittes durch das Vorhirn eines 1,7 cm langen Reh-Embryos zusammen, so erhalten wir Folgendes.

Fig. 4.



Der ursprünglich basale Hirntheil der Selachier geht bei den Reptilienahnen eine Differenzirung in eine mediane und eine laterale Hälfte ein, an welch letztere der laterale und an erstere der mediane Theil des Palliums direkt ansetzt. Die laterale Hälfte des Basalganglions gestaltet sich zum Striatum, die mediale zum primären Gyrus fornicatus. Ein weiterer Zustand wird dadurch erreicht, dass aus der lateralen Hirnrinde durch Einfaltung ein neuer Zuschuss, das Epistriatum sich dem Striatum anschließt. Von diesem Moment an ist ein Anschluss an die heute nicht mehr recenten Säugethiere erreicht worden. Der rein corticale Theil der Rinde zeichnet sich durch das Auftreten der Pyramidenschicht aus (Textfig. 4 *pr*), wodurch dem Basalhirn gegenüber die Grenze des Epistriatums (*est*) oder des späteren Linsenkernes genau angegeben wird. Das Pallium oberhalb des primären Gyrus fornicatus (*gfr*) zeichnet sich durch eine Flächenvergrößerung, durch Einstülpung aus und nimmt von frontalwärts den Funiculus areo-septalis auf, wodurch es in den Dienst des

Geruchssinnes getreten ist. Von diesem Reptilienstadium an nimmt aber der Geruchssinn noch weiter zu und bedingt die mächtige Entfaltung der Ammonswindung, welche sich von frontalwärts über den primären Gyrus fornicatus hinweg, in den Lobus pyriformis fortsetzt und auf diese Weise der basale olfactorische Hirntheil auch einen rein pallialen Abschnitt erhält. Mit der weiteren Ausbildung des zwischen Ammonswindung und Epistriatum gelegenen lateralen Mantheils gelangt auch das nicht olfactorische Pallium zur höheren Geltung und es grenzt sich dann dieses gegen das Riechhirn in bekannter Weise ab. Es fehlt noch ein Balkensystem, in so fern entsprechend einem geringen, noch nicht differenzirten Stirnpolpallium auch geringere Querfaserungen zukommen, die in der unteren großen Vorhirnkommissur liegen. Die obere Hirnkommissur ist eine ausschließliche Verbindung zwischen den beiderseitigen Ammonsfalten. Hiermit ist dann das Stadium des Monotremenhirns erreicht. Von nun an beginnt von frontalwärts die Rückbildung der vorderen Ammonsfalte, was mit der fortschreitenden Ausbildung des nicht olfactorischen Hirnmantels und dessen Querfasersystems eng zusammenhängt. Es scheidet sich diese Querfaserung der beiden Palliumhälften von der unteren großen Vorhirnkommissur der Monotremen ab, und letztere wird dadurch zu seiner definitiven Bedeutung herabgemindert. Damit ist abermals ein weiterer Schritt erzielt, indem mit der fortschreitenden Differenzirung der Hirnrinde und besonders mit der damit verknüpften Vermehrung der Associationscentren ein gewaltiges Querfasersystem, der Balken, zur Ausbildung gelangt. Dieser bedingt die Entfaltung eines jederseitig medianen Längsgyrus, des Gyrus fornicatus, der nun, aus dem primären Gyrus fornicatus sich entfaltend, die Stelle der frontalen Ammonswindung einnimmt, während dem caudalen Theil dieser Windung eine im Großhirn ganz rückwärtige Lage angewiesen wird. Es erhellt aber hieraus, dass der Gyrus fornicatus dem Rhinencephalon nicht beigezählt werden kann.

Litteraturverzeichnis.

1) W. v. Bechterew, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark. Deutsch von R. Weinberg. 2. Aufl. Leipzig 1899.
2) C. Burckhardt, Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LII. 1891.
3) L. Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. 5. Aufl. Leipzig 1896.
4) W. H. Flower, On the commissures of the cerebral hemispheres of the Marsupialia and Monotremata as compared with those of the placental Mammals. Transact. Roy. Soc. 1865.
5) P. Flechsig, Zur Entwicklungsgeschichte der Associationssysteme. Neurologisches Centralblatt. 1884.
6) —— Weitere Mittheilungen über die Sinnes- und Associationscentren des menschlichen Gehirns. Ebenda. 1895.
7) H. Ganser, Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn des Maulwurfs. Morpholog. Jahrbuch. Bd. VII. 1881.
8) —— Über die vordere Hirnkommissur der Säugethiere. Archiv für Psychiatrie. Bd. IX. 1878.
9) C. Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. Bd. I. Leipzig 1898.
10) Gudden, Beiträge zur Kenntnis des Corpus mammillare. Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten. Bd. XI.
11) B. Haller, Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXV. 1898.
12) —— Der Ursprung der Vagusgruppe bei den Teleostiern. Festschrift an C. Gegenbaur. Bd. III. 1896.
13) —— Untersuchungen über das Rückenmark der Teleostier. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXII. 1895.
14) —— Über das Centralnervensystem, insbesondere über das Rückenmark von Orthagoriscus mola. Ebenda. Bd. XVII. 1891.
15) J. Henle, Handbuch der Anatomie des Menschen. Bd. III. 2. Abtheilung. Nervenlehre. Braunschweig 1871.
16) Ch. Hill, Primary Segments of the Vertebrate Head. Anatom. Anzeiger. Bd. XVI. 1899.
17) A. Hoche, Über die centralen Bahnen in den Kernen der motorischen Hirnnerven. Archiv für Psychiatrie. Bd. XXVIII. 1896.
18) —— Beiträge zur Anatomie der Pyramidenbahnen etc. Ebenda. Bd. XXX. 1897.
19) A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl. Bd. II. Leipzig 1896.
20) —— Über den Fornix longus von Forel und die Riechstrahlungen im Gehirn des Kaninchens. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft. 8. Versammlung. 1894.
21) V. v. Mihalkovics, Entwicklungsgeschichte des Gehirns. Leipzig 1877.

22) Nissl, Über den Thalamus opticus. Tagebl. der 62. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Heidelberg. 1889, 1899.
23) H. Rabl-Rückhardt, Einiges über das Gehirn der Edentata. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXV. 1890.
24) H. Schütz, Anatomische Untersuchungen über den Faserverlauf im centralen Höhlengrau und der Nervenfaserschwund in demselben bei der progressiven Paralyse der Irren. Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten. Bd. XXII. 1891.
25) Eliot Smith, The origin of the corpus callosum. A comparative study of hippocampal region of the cerebrum of marsupialia and certain cheiroptera. Transact. of the Linnean Soc. of London. 2. S. Zoology. Vol. VII. 1897.
26) —— The morphology of the indusium and striae Lancisii. Anat. Anzeiger. Bd. XIII. 1897.
27) —— Anatom. of the brain in the Monotremata. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXXIII (N. S. Vol. XIII). 1899.
28) A. Wallenberg, Die sekundäre Bahn des sensiblen Trigeminus. Anatom. Anzeiger. Bd. XII. 1896.
29) —— Notiz über einen Schleifenursprung des Pedunculus corpus mammillaris beim Kaninchen. Ebenda. Bd. XVI. 1899.
30) G. Retzius, Zur äußeren Morphologie des Riechhirns der Säugethiere und des Menschen. Biolog. Untersuchungen. N. F. Bd. VIII. 1898.
31) Th. Ziehen, Zur vergleichenden Anatomie der Pyramidenbahn. Anatom. Anzeiger. Bd. XVI. 1899.
32) —— Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. I. Theil. Makroskopische Anatomie. In R. Semon's Zoolog. Forschungsreisen in Australien. Bd. III. 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XX—XXVI.

Allgemeine Bezeichnungen.

b.of Bulbus olfactorius,
l.olf Lobus olfactorius,
sg Glomerulusschicht,
sgr äußere graue Schicht,
sgr' innere graue Schicht oder die Lage der Mitralzellen,
kst äußere Nervenfaserlage,
g.ao Ganglion areae olfactoriae anterius,
g.ao' Ganglion areae olfactoriae posterius,
to Tuber olfactorius,
f.oc.s Funiculus olfactorio-corticalis superior,
f.oc.i Funiculus olfactorio-corticalis inferior (Tractus s. Stria olfactoriae Aut., laterale Riechstrahlung Edinger's),
t.bip Tractus lobi olfactorii (mediale Riechstrahlung Edinger's),
t.bip'' Tractus areae olfactoriae ad corpus mammillare (gelb),
rs Tractus areo-septalis (Tr. cortico-olfactorius Edinger's, Riechbündel Zuckerkandl's),
tbs Tractus cruciatus olfactorii (vorderer Theil der Commissura anterior Aut.),

ri Riechinseln GANSER's,
stl Stirnlappen,
scr Sulcus coronalis,
pcr Plica coronalis,
Ga Gyrus ammonis,
Cc Corpus callosum,
Cm Cingulum,
spt Septum pellucidum,
F' Fornix gyri ammonis,
Cf Columna fornicis,
Fl Fornix longus,
tbss Tractus septalis,
Fd Fascia dentata,
Ps Psalterium,
Fi Fimbria,
Fi' hinterer Abschnitt der Fimbria,
c.a Commissura anterior,
cp Commissura posterior,
st Striatum,
st', *st''* } Nuclei lenticulares,
bg Basalganglion GANSER's,
ncd Nucleus caudatus striati,
f.st Funiculus striati (Stria terminalis Aut.),
g.h Ganglion habenulae,
c.h Commissura habenulae,
Ep Epiphyse,
Hyp Hypophyse,
I Infundibulum,
Vg Vereinigungsgebiet d. Zwischenhirns,
tb Tuber cinereum,
g.m Ganglion s. Corpus mammillare,
gob Ganglion opticum basale,
f.thp Funiculus thalamo-prosencephalicus,
bvhb basales Vorderhirnbündel,
f.sth Funiculus thalamo-lenticularis (Linsenschleife Aut.),
Nlt Nucleus lateralis thalami KÖLLIKER's (ventraler Kern NISSL's),
Ndt Nucleus dorsalis thalami,
Nf Nucleus frontalis thalami,
Nct Nucleus medianus thalami (N. ventr. griseus thalami KÖLLIKER's),
Np Nucleus posterior thalami,
Zi Zona intermedia thalami,
ni Nucleus intermedius KÖLLIKER's,
nol Nucleus opticus lateralis anterior (Corpus geniculatum laterale Aut.),
nol' Nucleus opticus lateralis posterior (Corpus geniculatum medium Aut.),
vb Verbindungsstrang zwischen N. opt. lateralis und Lobus opticus,
opt Opticus,
opt' Opticuswurzel aus den Vierhügeln,
opt'' Opticuswurzel aus dem Thalamus,
opt''' Opticuswurzel aus dem Nucl. opt. lateralis,
c.po Commissura postoptica,
l.o Vierhügel,
glo hinteres Vierhügelganglion,
clo Kommissurensystem der Vierhügel,
lo, f dorsales Längsfasersystem des vorderen Vierhügels,
lo, f' ventrales Längsfasersystem des vorderen Vierhügels,
lo, f'' Längsfasersystem des hinteren Vierhügels,
sz Stratum zonale des Vierhügels,
t Tuberculum impar superius,
t' Tuberculum impar inferius,
sinte Sulcus interencephalicus,
g.ip Ganglion interpedunculare,
acc Arteriae corporis callosi,
a.ba Arteria basilaris,
ghy Ganglion hypothalamicum medium,
ghy' Ganglion hypothalamicum laterale (Corpus hypo- s. subthalamicum s. LUYS'sche Körper Aut.),
frf Fasciculus retroflexus s. Meynerti,
hp Thalamus-Präopticalbündel, Fasc. praeopticus,
f Fasciculus thalamo-mammillaris superior s. VIQ D'AZYR'scher Strang,
f' Fasciculus thalamo-mammillaris inferior,
f'' Fasciculus thalamo-epencephalicus,
Kh Kleinhirn,
y frontodorsaler Bindearm,
y' frontoventraler Bindearm (Crus cerebelli ad pontem Aut.),
y'' gekreuzter Bindearm,
y''' caudaler Bindearm,
y'''' caudoventraler Bindearm,
fp Funiculus longitudinalis posterior,
fp' vorderes Ende desselben,
P vorderer Theil der Brücke (Pons Varoli),

P' hinterer Theil der Brücke (Pons Varoli),
O große Olive,
Om kleine Olive,
M, *M'* gemischtes Längsfasersystem des metameren Hirns (Haubenbahnen Aut.),
h absteigende Kleinhirnbahn,
pyb Pyramidenbahn,
pk Pyramidenkreuzung,
pyb' Verbindung der Pyramidenbahn mit motorischen Centren des metameren Hirns,
cg Verbindungsstrang zwischen Oculomotoriuskern und Nucleus opticus lateralis posterior,
kb dorsale Kleinhirnbahn der Oblongata,
amb gekreuzte laterale Associationsbahn der Vierhügel,
amb' ungekreuzte laterale Associationsbahn der Vierhügel (beide zusammen bilden die sogenannte Mittelhirn-Schleifenbahn),
bnom caudale Verbindungsbahn des Nucl. opticus lat.,
III Oculomotorius,
III.vk ventraler Kern desselben,
IV Trochlearis,
IV.vk innerer Trochleariskern,
IV.mk runder Trochleariskern,
IV.com Trochleariskreuzung,
V Trigeminus,
V'.k' gekreuzte absteigende Wurzel desselben,
V.mk'' vorderer eingeschobener Kern desselben,
V.a motorische Wurzel desselben,
V.b sensorische Wurzel desselben,
ra. V Ramus descendens trigemini,
VIII Acusticus,
gl. VIII Ganglion laterale acustici,
VII Facialis,
VII.vk Ventralkern desselben (Ganglion tegmenti dorsale GUDDEN's ?),
vs Längsbahn der subependymalen Lage (dorsales Längsbündel des centralen Graues SCHÜTZ's),
X Vagus,
ivds innere ventrodorsale Querfaserung der Oblongata,
avds äußere ventrodorsale Querfaserung der Oblongata,
uh Ventralhorn,
mk mittleres motorisches Kerngebiet der Oblongata,
mk' eingeschobene Kerne dieses Gebietes,
ok oberer Kern,
sog sensorisches Oblongatagebiet,
ill Lateralbahn des metameren Hirns,
rd dorsolaterale Längsbahn,
p.ch Plexus choroideus,
zhd Zwischenhirndach,
ro Recessus praeopticus,
ro' Recessus postopticus,
lpo Lamina postoptica,
sp Schlussplatte,
ch Chiasmaplatte.

Tafel XX.

Mit Fig. 3 beginnt medianwärts eine sagittale WEIGERT'sche Serie, von der ich mehrere Präparate auf den Figg. 3—13 mit Zuhilfenahme von entsprechenden Karminpräparaten bezüglich der verschiedenen Kerne zur Darstellung brachte.

Fig. 1. Das ganze Hirn von oben.
Fig. 2. Dasselbe von unten.
Fig. 3. Medianster Sagittalschnitt.
Fig. 4. Sagittalschnitt, geführt durch die Columna fornicis (*Cf*), durch die mediane Hälfte des betreffenden Habenularganglions (*g.h*), durch die Commissura posterior (*c.p*) und durch den ventralen Kern des Facialis (*VII.vk*).

Tafel XXI.

Fig. 5. Sagittalschnitt, geführt durch die Fornixstrahlung in das Septum pellucidum (*rs*) entlang des Funiculus retroflexus (*frf*) und der Wurzel des ersten dorsalen Spinalnerven (*I.dsp*).

Fig. 6. Dasselbe, geführt durch den dorsalen Thalamuskern und durch den mittleren Trigeminuskern (*V.mk*).

Fig. 7. Dasselbe, geführt durch die Mitte des Tractus bulbo-striatus und entlang des Fasciculus thalamo-epencephalicus (*f''*).

Tafel XXII.

Fig. 8. Sagittaler Längsschnitt, geführt entlang der Mitte des basalen Vorhirnbündels oder Großhirnschenkels (*bvhb*) und den sensorischen Trigeminuskern und den Kern der absteigenden Trigeminuswurzel (*nra*).

Fig. 9. Eben so geführt entlang der lateralen Hälfte des basalen Vorhirnbündels, das Ganglion hypothalamicum laterale (*ghy'*) und die gekreuzten lateralen Associationsbahnen des Vierhügels (*amb*).

Fig. 10. Eben so geführt entlang der Thalamuswurzel des Opticus (*opt'*).

Fig. 11. Eben so geführt entlang der Pars lateralis des Funiculus thalamo-prosencephalicus dorsalis (*f.thp*).

Fig. 12. Eben so, der den Funiculus striati (*f.st*) seiner ganzen vertikalen Ausdehnung nach getroffen hat.

Fig. 13. Dieser Schnitt lateralwärts sofort auf den vorigen.

Fig. 14. Stärker vergrößerter (4/4 REICHERT) Theil eines gleichen Schnittes einer anderen Serie in der gleichen Ebene wie Fig. 13. Somit ist das Ganglion subthalamicum laterale (*ghy'*), sowie das dorsale Bündel (*bvhb'*) aus der basalen Vorhirnbahn getroffen worden.

Tafel XXIII.

Alle Figuren sind nach Präparaten derselben frontal geführten WEIGERT-schen Serie gezeichnet, doch so wie bisher mit Berücksichtigung einer karmintingirten, gleichfalls frontal geführten Serie, welche dazu diente, die Kerne zu kontrolliren beziehungsweise einzutragen. Vergrößerung wie bisher.

Fig. 15. Frontalschnitt, geführt durch die Mitte der Fornixstrahlung in das Septum pellucidum.

Fig. 16. Dasselbe geführt durch das vordere Bündel der Commissura anterior (*ca*), wodurch der ganze Funiculus striati (s. Stria medullaris Aut.) (*f.st*) und dessen Kreuzung zur Anschauung gelangt.

Fig. 17. Dasselbe geführt durch die ganze Höhe der Fimbria (*F*), also etwas hinter der Fornixsäule.

Fig. 18. Dasselbe geführt durch den Nucleus thalami latero-anterius (*Nlt'*) und die Mitte des Nucleus centralis thalami (*Nct*).

Fig. 19. Dasselbe geführt durch die Mitte der Habenularganglien (*gh*) und etwa durch die Mitte des Fasciculus thalamo-prosencephalicus ventralis (*f.thp.v*), wodurch dessen Kreuzung (*c*) medianwärts zur Ansicht gelangt.

Fig. 20. Dasselbe geführt durch die Mitte des Nucleus thalami latero-posterius (*Nlt*) und der Commissura postoptica.

Fig. 21. Dasselbe geführt durch die frontale Mitte des Thalamusursprunges vom Opticus, wodurch das Ganglion opticus lateralis (*nol*) und die obere Thalamuskommissur (*cth*) zur Darstellung gelangt.

Fig. 22. Dasselbe geführt durch die hintere Hälfte des Nucleus opticus lateralis (*nol*) und das vordere Ende des Corpus mammillare (*gm*).

Tafel XXIV.

Horizontale Längsschnitte einer und derselben WEIGERT'schen Serie von Mus agrarius Pall. mit Zuhilfenahme von einer karmintingirten Serie zum Zweck der Eintragung der Kerne.

Fig. 23. Geführt durch die dorsalwärtige Kommissur der Gyri ammonis im Balkenknie, so, dass das Cingulum (*Cm*) jeder Seite zum Theil getroffen wurde.

Fig. 24. Durch die Vierhügel in deren mittlerer Höhe.

Fig. 25. Geführt unterhalb der Habenularganglien in der Höhe der Nuclei optici laterales anteriores (*nol*) und posteriores (*nol'*) und unterhalb der Trigeminuswurzel.

Fig. 26. Durch die horizontale Mitte der Thalami in der Höhe des Fasciculus thalamo-encephalicus (*f''*) und dem dorsalen Theil der Trigeminuswurzel (*V*), auf welche Weise auch der Fasciculus longit. post. (*fp*) getroffen wurde.

Fig. 27. Durch die Commissura anterior (*c.a*), Commissura postoptica (*c.po*) und die Kreuzung der basalen Vorhirnbahn (*bvhb.k*).

Fig. 28. Durch die Portio anterior der Commissura anterior (*c.a'*) und das Corpus mammillare (*gm*).

Tafel XXV.

Nach Präparaten dreier WEIGERT'scher Frontalserien und zweier Karminserien. Fig. 31 nach einem Osmiumpräparat. Figg. 29—33 nach derselben WEIGERT'schen Serie wie Taf. XXIV und bei gleicher Vergrößerung; bei derselben Vergrößerung auch die Figg. 34—41. Die übrigen Figuren sind zweimal größer gehalten. Fig. 34 bezieht sich auf Mus agrarius.

Fig. 29. Geführt durch die frontale Mitte des Corpus mammillare (*gm*).

Fig. 30. Geführt durch den Ursprung des Oculomotorius (*III*).

Fig. 31. Geführt durch dieselbe frontale Ebene wie zuvor.

Fig. 32. Geführt durch das hintere Ende des Ganglion hypothalamicum laterale (*ghy'*) und durch das frontale Ende der Brücke (*P*).

Fig. 33. Geführt durch die Kreuzung (*y''k*) des gekreuzten Bindearmes, knapp vor dem Abgang des ersten Trigeminus.

Fig. 34. Geführt frontal vor der gekreuzten Trochleariswurzel und somit etwas vor der Grenze zwischen Vierhügel und Kleinhirn.

Fig. 35. Durch die Wurzel des Trigeminus (*V*) und zum Theil des Facialis (*VII*) und durch die kleine Olive (*Om*).

Fig. 36. Durch den Ursprung des Acusticus (*VIII*) und Facialis (*VII*).

Fig. 37. Hinter dem Ursprung des Acusticus, wobei aber der hintere Theil des lateralen Acusticuskernes (*gl.VIII*) noch getroffen ist.

Fig. 38. Durch den Ursprung des Vagus (*X*) und den des Hypoglossus (*XII*) in der mittleren frontalen Olivengegend.

Fig. 39. Der frontale Schnitt geht durch die Nackenkrümmung an der Pyramidenkreuzung (diese violett).

Fig. 40. Dieser Schnitt folgt nach mehreren anderen Schnitten auf den vorigen, so, dass die horizontal getroffenen Lagen höheren (dorsaleren) Regionen des Rückenmarkes angehören und so auch das Unterhorn (*uh*) seiner Länge nach getroffen ist.

Fig. 41. Querschnitt durch das Halsmark gleich hinter der Pyramidenkreuzung, so, dass auch die erste dorsale Spinalnervenwurzel mit getroffen wurde.

Tafel XXVI.

Die Figg. 42—48 beziehen sich auf Echidna hystrix Cuv. Die Figg. 45, 46 sind WEIGERT'sche Präparate und die Figg. 49, 50 sind medianste Sagittalschnitte durch die Köpfe von Embryonen des Cervus capreolus L.

Fig. 42. Gehirn in der medianen Sagittalebene durchschnitten. 1,5 nat. Gr.

Fig. 43. Gehirn von der Seite. 1,5 nat. Gr.

Fig. 44. Der linke Theil des Vorhirns von oben aus durch einen horizontalen Schnitt abgetragen, wodurch unter Anderem der Streifenkörper (*st*) zur Anschauung gelangt.

Fig. 45. Horizontaler Längsschnitt in der Höhe der horizontal gelegenen Fimbrie (*Fi*).

Fig. 46. Horizontaler Längsschnitt durch die primäre Commissura anterior (*c.a.p*) und den Thalamus opticus (*th.o*).

Fig. 47. Die rechte Hälfte des Vorhirns von oben gesehen.

Fig. 48. Querschnitt durch das vordere Ende des Vorhirns, bald hinter dem Bulbus olfactorius. Die linke Hälfte nach der vorgelegenen rechten gezeichnet.

Fig. 49. Medianster Sagittalschnitt durch den Kopf. Embryolänge 1,7 cm. Der Sulcus interencephalicus (*sinte*) noch deutlich vorhanden.

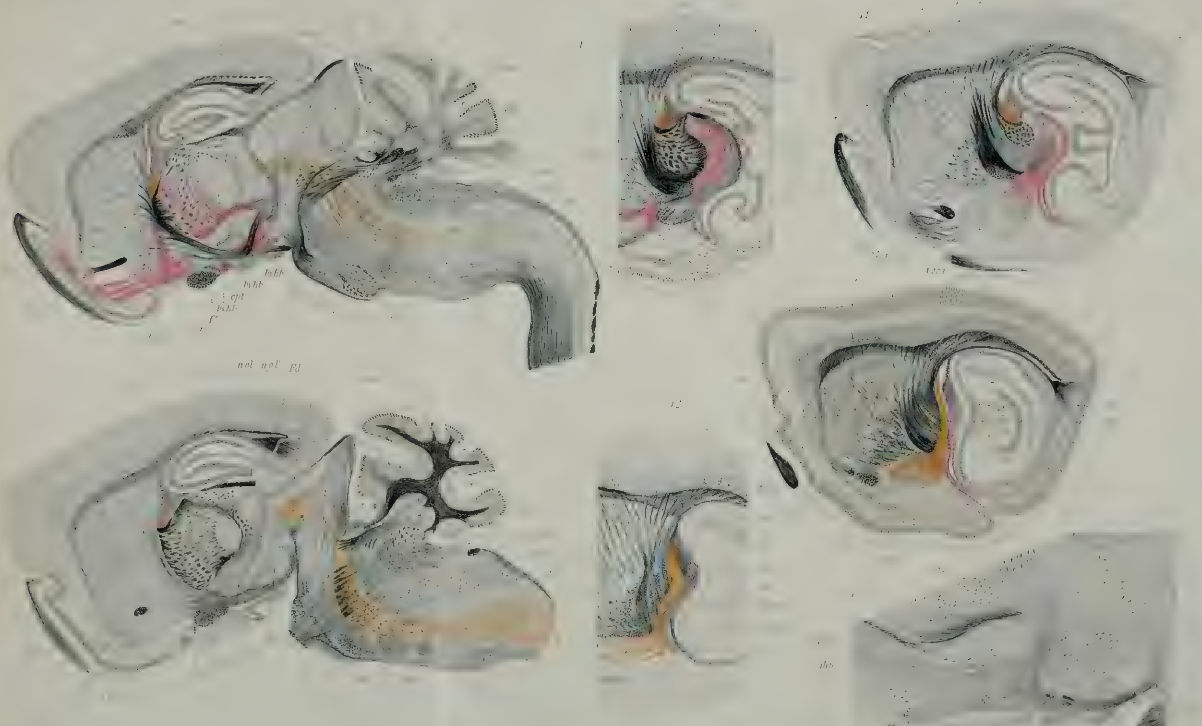
Fig. 50. Eben so. Embryolänge 3,5 cm. Der Sulcus interencephalicus ist im Verschwinden begriffen und nur noch durch eine sehr flache Einbiegung (*sinte*) angedeutet.

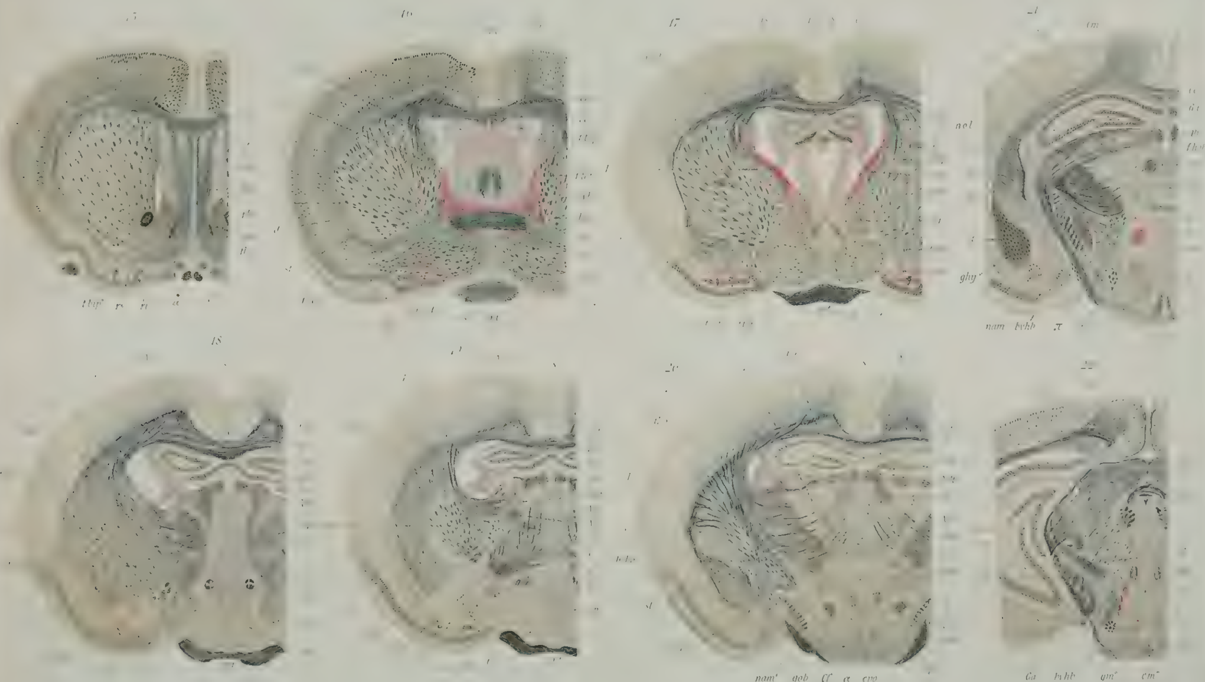
Zur systematischen Stellung der Myxinoiden und zur Frage des alten und neuen Mundes.

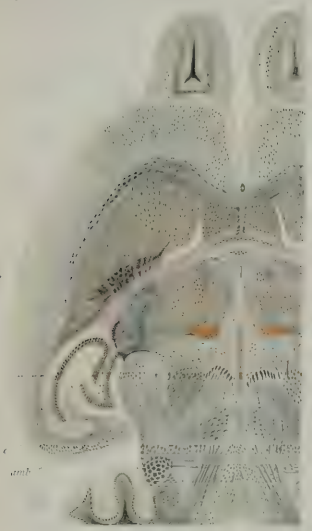
Von

M. Fürbringer.

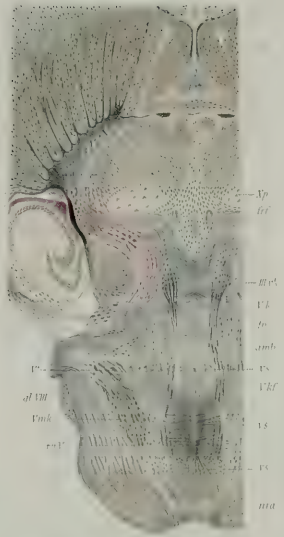
In meiner Arbeit über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie (Festschrift zum 70. Geburtstage von Carl Gegenbaur. III. pag. 349—788. Leipzig 1897) gedachte ich auf pag. 659 f. der Organisation und systematischen Stellung der Myxinoiden und Petromyzonten und bezeichnete beide Abtheilungen in ihren wirklich primitiven Merkmalen als so divergent gebaut, dass jede nähere Verwandtschaft zwischen ihnen gänzlich abzuweisen sei. In wesentlichen Verhältnissen unterschieden sich die Myxinoiden mehr und principieller von den Petromyzonten, als z. B. die Selachier von den Säugethieren; in einzelnen Merkmalen stellten sie sich selbst weiter ab von den Petromyzonten, als diese von den Gnathostomen und zeigten zugleich (pag. 656 f.) mancherlei Hinneigungen nach den Akraniern. Was Myxinoiden und Petromyzonten als einander näher verwandt erscheinen lasse, beruhe einestheils auf der ihnen beiden gemeinsamen tiefen Organisationsstufe, anderntheils auf sekundär erworbenen Ähnlichkeiten (Konvergenz-Analogien) in Folge der ähnlichen parasitären Lebensweise. Die Erkenntnis der großen Verschiedenheiten im Baue beider sei übrigens eine von zahlreichen Morphologen schon lange erkannte, und führte ich als besondere Gewährsmänner dafür Johannes Müller (Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. 1834—1842. Abhandlungen der Berliner Akad. der Wissensch. Berlin 1835—1845) und A. Schneider (Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879. pag. 112 f.), sowie Angaben von G. Retzius (Das Gehirn und Auge von Myxine. Biolog. Untersuchungen


nol nol' Fd

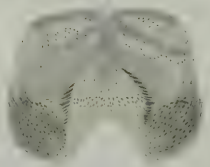




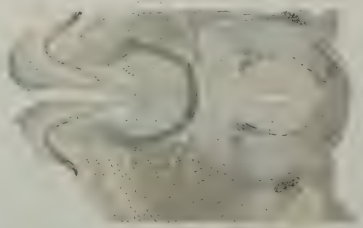
27

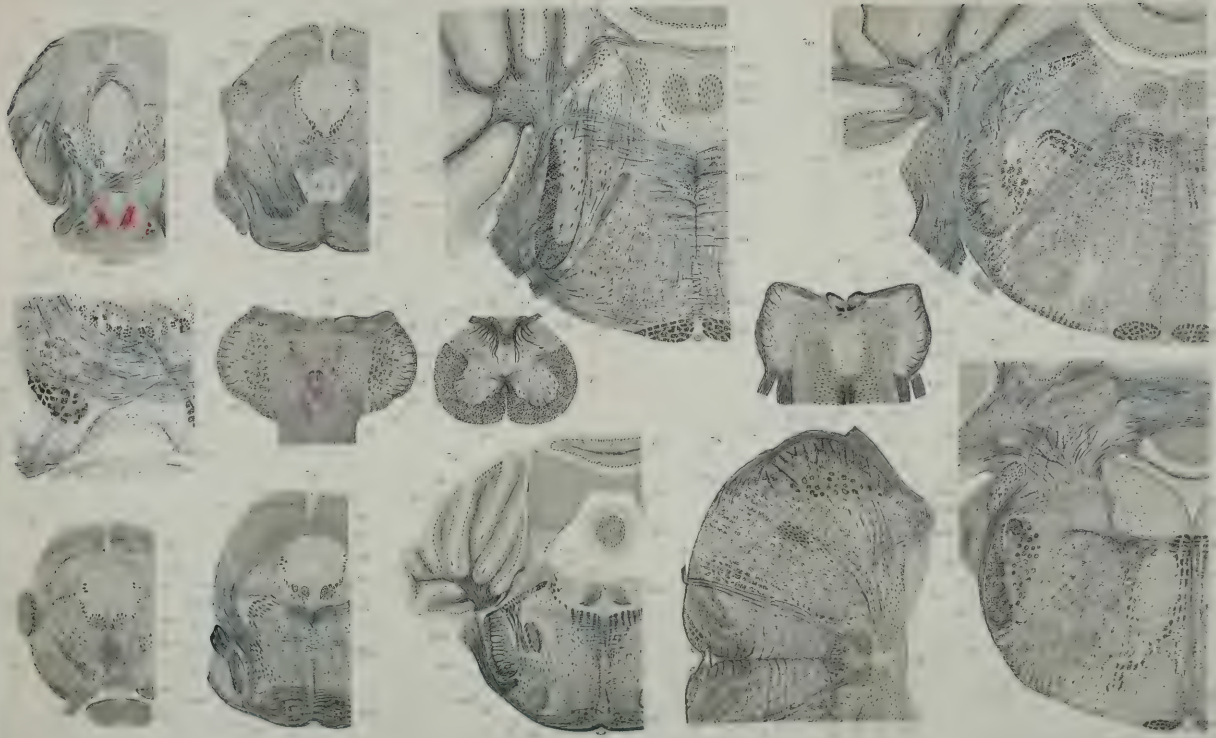


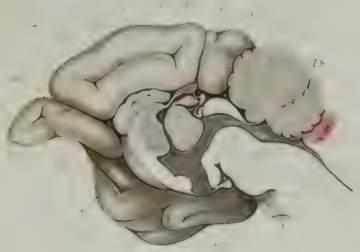
24

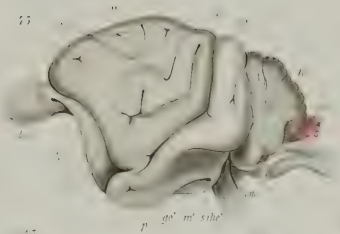


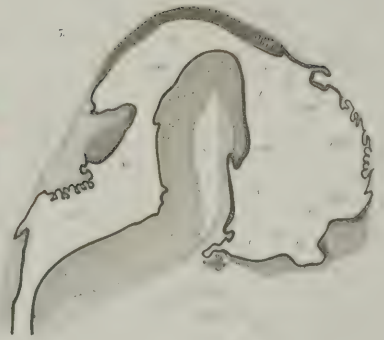
28

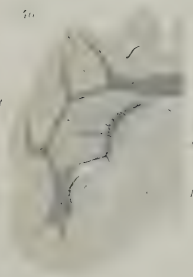


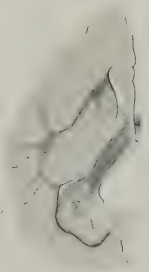


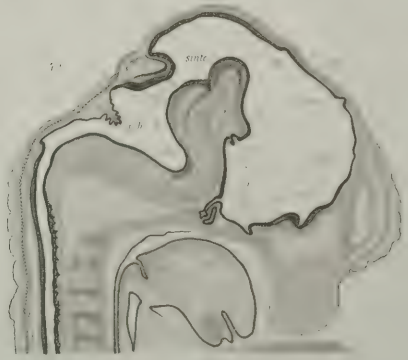












[N. F.] V. pag. 63. Stockholm 1893) an. Diesen kann ich jetzt noch Gegenbaur (Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. I. pag. 952 f. Leipzig 1898) anreihen.

Bei diesen Angaben nahm ich auch speciellere Rücksicht auf das Verhalten des Nasenrachenganges und der Mundhöhle der Myxinoiden und Petromyzonten und schloss mich hierbei — ohne zu verkennen, dass hier noch nicht Alles klar liege (ich wies u. A. auch auf Hatschek, Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes. Verh. d. Anat. Ges. in Wien 1892. Jena 1892. p. 139, und G. Retzius, Über die Hypophysis von Myxine. Biolog. Untersuchungen [N. F.] VII. Jena 1895. pag. 19, hin) — in der Hauptsache den Anschauungen von Dohrn (Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 3. Studie. Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei Petromyzon Planeri. Mittheil. der Zool. Station zu Neapel. IV. Leipzig 1883. pag. 184 f.)[1], Beard (The old Mouth and the new. Anatom. Anzeiger. III. pag. 15—24. Jena 1888) und namentlich von Kupffer (Die Deutung des Hirnanhanges. Sitzungsber. der Gesellsch. für Morphologie und Physiologie in München f. 1894. pag. 59—87. München 1894) an, wonach die offene Einmündung des Nasenrachenganges in den Darmtractus bei den Myxinoiden ein besonders primitives Merkmal, nämlich die noch in Funktion befindliche Persistenz eines offenen älteren Vertebratenmundes (Palaeostoma v. Kupffer)[2], die Mundhöhle dieser Thiere aber den neuen Vertebratenmund (Neostoma v. Kupffer) repräsentire. Bei den Petromyzonten sei ersterer hinten geschlossen,

---

[1] Namentlich die Anm. 1 auf pag. 185 mit ihrem Hinweis auf die Myxinoiden sei hervorgehoben. Im Übrigen brauche ich wohl kaum besonders zu betonen, dass ich nur den Theil von Dohrn's Anschauungen, welcher in der Hypophysis den Rest des alten Mundes erblickt, acceptirte, dass ich aber seinen Angaben über die Entstehung desselben aus paarigen Kiemen (vgl. Dohrn, 2. Studie zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mitth. der Zool. Stat. zu Neapel. III. Leipzig 1881. pag. 264 f., sowie 3. Studie a. a. O. pag. 184 f.) sowie seinen früheren — übrigens von ihm selbst verlassenen, später aber wieder z. Th. von Owen und J. T. Cunningham aufgegriffenen — Hypothesen (Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Funktionswechsels. Leipzig 1875. pag. 3 f.), wonach dieser Urmund mitten durch das Gehirn, entweder (ältere Hypothese) zwischen den Crura cerebri oder (jüngere Hypothese) zwischen den Crura cerebelli und durch die Fossa rhomboidea gehe, immer durchaus gegenüber gestanden habe.

[2] Genauer bezeichnet von Kupffer nur den äußeren Theil des Nasenrachenganges als Palaeostoma, während er den inneren als präoralen Darm mit obliterirten Kiemenspalten auffasst. Entsprechendes gilt für die ventrale Mundhöhle.

doch ließen die von C. v. Kupffer gemachten Angaben über das embryonale Verhalten niederer Vertebraten (Petromyzon, Acipenser) auf einen erst sekundären Verschluss dieses alten Mundes schließen. Einen Beweis für diese Anschauungen v. Kupffer's erblickte ich auch in den Mittheilungen von Price (Some Points in the Development of a Myxinoid [Bdellostoma Stouti]. Verh. d. Anat. Gesellsch. zu Berlin 1896. Jena 1896. pag. 82) über die Entwicklungsgeschichte von Bdellostoma, wonach der Nasenrachengang (Hypophysis Price) sich früher als die Mundhöhle (Mouth Price) ausbilde[1], und schlug darauf hin vor, die Abtheilung der Cyclostomen gänzlich aufzulösen und an ihre Stelle die beiden Abtheilungen der Distoma (Myxinoiden) und der Cyclostoma (Petromyzonten) zu setzen; die Bezeichnung »Distoma« sollte ausdrücken, dass auch im ausgebildeten Zustande bei den Myxinoiden der alte und neue Mund noch in funktionirendem Zustande persistire. Das System der Wirbelthiere enthielt danach die folgenden Hauptabtheilungen:

I. Acrania (Amphioxina).
II. Craniota.
  1. Distoma (Myxinoides).
  2. Cyclostoma (Petromyzontes).
  3. Gnathostoma. a. Anamnia (Pisces, Dipneusta, Amphibia). b. Amniota (Reptilia et Aves, Mammalia).

Inzwischen ist mir namentlich durch die in der Haller'schen Abhandlung (Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane. Morpholog. Jahrb. XXV. pag. 31—114. [1896]. Leipzig 1897, speciell pag. 109—111) gegebene Anregung, im Gegensatze zu C. v. Kupffer's Auffassung, die sekundäre Entstehung des Nasenrachenganges der Myxinoiden wahrscheinlicher geworden, und durch weiteres Nachdenken in dieser Frage sind mir lebhafte Bedenken über die Berechtigung der Deutung des Nasenrachenganges (genauer ausgedrückt seines Anfangstheiles) als Palaeostoma entstanden; damit befinde ich mich zugleich im Einverständnisse mit Gegenbaur (Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere I. Leipzig 1898. pag. 779 und 953), der sich gleichfalls der Annahme eines Palaeostoma nicht zustimmend äußert.

[1] Vide Price, pag. 82: In B (zweites von Price untersuchtes Entwicklungsstadium) the nose and hypophysis have a common opening to the exterior, but in A (erstes Stadium) no such opening exists. The mouth opening is formed very late; it is present in neither A nor B.

Diese Bedenken haben durch die unlängst veröffentlichten sehr interessanten Resultate der Untersuchungen von Kupffer's (Zur Kopfentwicklung von Bdellostoma. Separatabdr. aus dem Sitzungsberichte der Gesellsch. für Morphologie und Physiologie in München. 1899. Heft I. pag. 1—15) über die Entwicklung des Nasenrachenganges und der Mundhöhle an einem reichen embryologischen Material von Bdellostoma eine weitere Unterlage gefunden. Durch diese Untersuchungen wurden nicht nur die von Price gemachten Befunde in wesentlichen Punkten ergänzt, sondern es wurde auch die zusammenhängende Ontogenese der erwähnten Theile mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit gegeben. Danach kommt, an Stelle des späteren Nasenrachenganges und Mundes (Mundes und Munddarmes), bei Bdellostoma nach Durchbruch der primitiven von ektodermalem und entodermalem Epithel gebildeten Rachenhaut ein einheitlicher Hohlraum zu Stande, dessen Wandbekleidung in seinem vorderen Bereiche (primitive Mundhöhle) dem Ektoderm, in seinem hinteren (Kopfdarm) dem Entoderm angehört und der bald darauf an seiner vorderen Eingangsöffnung (äußere Mundöffnung) eine sekundär gebildete Grenzhaut (sekundäre Rachenhaut von Kupffer) gewinnt, welche vor der Stelle der früheren primitiven Rachenhaut gelegen, lediglich dem ektodermalen Gebiete angehört und die primitive Mundhöhle gegen die Außenwelt abschließt. Während dessen vollzieht sich in dem einheitlichen Hohlraume eine von dem entodermalen Bereiche desselben ausgehende und nach vorn fortschreitende Scheidung in eine dorsale und ventrale Etage durch eine Art seitlich beginnender und median zum Verschluss kommender Gaumenbildung (Urgaumen, Archipalatum von Kupffer), an der auch das Mesoderm wesentlichen Antheil hat: die dorsale Etage repräsentirt den hinten zunächst noch blind endigenden Nasenrachengang oder Hypophysenkanal (von Kupffer), die ventrale Etage die in den Darmtractus sich fortsetzende sekundäre Munddarmhöhle (Munddarm von Kupffer). Weiterhin stellt sich auch die hintere Kommunikation des Nasenrachenganges mit dem Darme durch sekundären Durchbruch der beide trennenden Scheidewand dar, und noch später öffnen sich sowohl der Nasenrachengang wie der Mund auch an ihren vorderen Enden durch eine nicht weiter beschriebene dorsale und ventrale Durchtrennung der äußeren Grenzhaut des Mundes (sekundäre Rachenhaut von Kupffer).

Es ist klar, dass durch diese neuen Befunde von Kupffer's dessen frühere Deutung des Nasenrachenganges der Myxinoiden als

alter Mund und der Mundhöhle desselben als neuer Mund unhaltbar geworden ist, denn beide bilden sich erst sekundär als Theile eines ursprünglichen gemeinschaftlichen Mundrachenraumes heraus, wobei zugleich die Kommunikation des mit dem vermeintlichen Palaeostoma beginnenden dorsalen Nasenrachenganges mit dem Darmtractus durch einen relativ späten Entwicklungsprocess erfolgt, dagegen diejenige des mit dem vermeintlichen Neostoma anfangenden ventralen Munddarmes mit dem Darmtractus bereits mit der ganz frühen Durchbrechung der primitiven Rachenhaut gegeben war. Und damit muss ich selbstverständlich auch meine auf die von Kupffer'sche Theorie gegründete Definition der Myxinoiden als »Distoma« zurückziehen.

Kann somit jener Terminus keine Gültigkeit mehr besitzen, so wird dadurch die auf eine reichliche Anzahl von Merkmalen gestützte isolirte Stellung der Myxinoiden gegenüber den Petromyzonten doch nicht erschüttert. Ich halte es nach wie vor für gerechtfertigt, wenn man sie von diesen gänzlich trennt und die Abtheilung der Cyclostomen auflöst resp. diesen Terminus nur den Petromyzonten belässt. Die Myxinoiden stellen sich im System wohl etwas höher, als ich damals (1897) angab; aber die ganze von C. von Kupffer beschriebene Art ihrer Mund- und Nasenrachenbildung zeigt sich von so besonderer Art, dass darin nur ein neues Zeugnis für ihre separirte Position gegenüber den anderen Cranioten gefunden werden kann. Wie weit hierbei die beobachtete Heterogenese der Begründung thatsächlicher Homologien sich feindlich oder freundlich erweist, wie weit hier sekundäre Anpassungen in die ursprüngliche Palingenese eingreifen, ist eine Frage, die mit den zur Zeit verfügbaren Materialien nicht mit Sicherheit gegeben werden kann, — eine Frage übrigens, welche bei dem weiteren Fortgange der Untersuchungen von Kupffer's voraussichtlich ihre glückliche Erledigung durch diesen kompetenten Forscher finden wird.

Es dürfte daher verfrüht sein, an die Stelle des von mir gestrichenen Namens Distoma schon jetzt eine andere Bezeichnung zu setzen[1]. Warten wir die weitere Aufdeckung des Thatsächlichen ab, um auf Grund derselben eine Terminologie zu gewinnen, die eine längere Dauer verspricht.

[1] Unverfänglich, wenigstens nach unserer bisherigen Kenntnis, erscheint, die drei Hauptabtheilungen der Craniota auf Grund der Zahl ihrer halbkreisförmigen Kanäle als Monosolenia (Myxinoides), Disolenia (Petromyzontes) und Trisolenia (Gnathostoma) zu bezeichnen.

Über die Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren.

Eine morphologische Studie.

Von

Dr. med. Simon Paulli,

Prosektor der normalen Anatomie an der kgl. Veterinär- u. landwirthschaftl. Hochschule zu Kopenhagen.

III.

Über die Morphologie des Siebbeins und die der Pneumaticität bei den Insectivoren, Hyracoideen, Chiropteren, Carnivoren, Pinnipedien, Edentaten, Rodentiern, Prosimiern und Primaten,

nebst

einer zusammenfassenden Übersicht über die Morphologie des Siebbeins und die der Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren.

Mit Tafel XXVII—XXIX und 36 Figuren im Text.

Mit der Darstellung über die Befunde bei den obenstehenden Säugethierordnungen schließen wir unsere Untersuchungen über die Morphologie des Siebbeins und der Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren ab; bezüglich der allgemeinen Verhältnisse des Siebbeins und der Pneumaticität sammt den eingeführten Markensystemen über die Ethmoturbinalien und die Systeme von pneumatischen Höhlen verweise ich auf die beiden vorhergehenden Arbeiten.

I.

Die speciellen Untersuchungen.

Insectivora.

Erinaceus europaeus.

Das sehr umfangreiche Siebbein, welches einen beträchtlichen Theil der ganzen Nasenhöhle in Anspruch nimmt, hat vier Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten. Die Basallamelle des zweiten Endoturbinale spaltet sich in zwei Blätter, von denen jedes einen

Fig. 1.

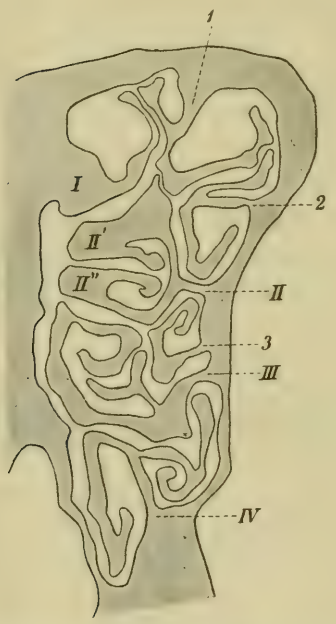


Fig. 2.

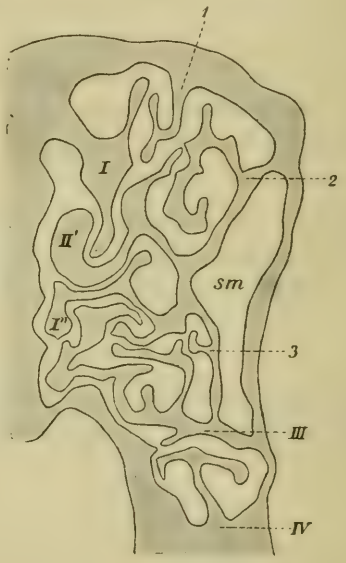


Fig. 1. *Erinaceus europaeus.* Schnitt durch die linke Hälfte der Nasenhöhle, der Siebplatte parallel und dicht vor ihr. Die Grenze zwischen den Knochenblättern der Ethmoturbinalien und der Schleimhaut ist nicht gezeichnet. Zweiter und dritter Riechwulst (*II'* und *II''*) entspringen von einer gemeinsamen Basallamelle (*II*).

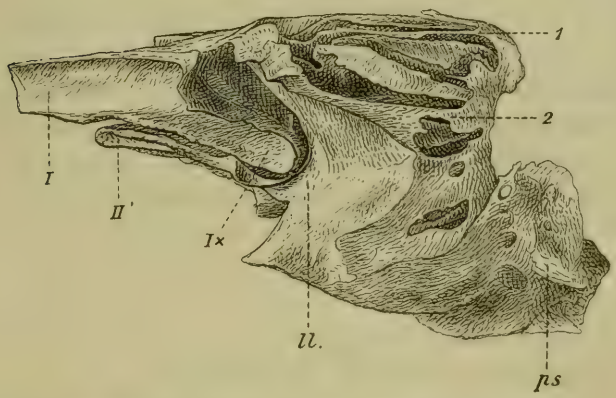
Fig. 2. Derselbe. Schnitt dem vorhergehenden parallel und ca. $^1/_2$ cm vor ihm. Die Spaltung der Basallamelle des zweiten Endoturbinale ist vollständig geworden, und das Siebbein besitzt scheinbar fünf Endoturbinalien. *sm* Sinus maxillaris. (Dritter Riechwulst ist in dieser Figur fehlerhaft mit *I''* statt mit *II''* bezeichnet.)

Riechwulst bildet (*II'* und *II''* Textfig. 1); nach vorn nimmt die Spaltung nach und nach an Tiefe zu, bis die ursprünglich einheitliche Basallamelle zuletzt in zwei an der Seitenplatte selbständig angeheftete Basallamellen zerlegt worden ist, und am Querschnitte

der Nasenhöhle finden sich dann anscheinend fünf Endoturbinalien (vgl. Textfig. 2). Das hintere, abgerundete Ende des fünften, durch seine bedeutende Größe ausgezeichneten Riechwulstes füllt eine tiefe Aushöhlung an der Vorderfläche des Präsphenoids ganz aus. Es finden sich drei Ektoturbinalien, von denen das erste und zweite zwischen erstem und zweitem Endoturbinale liegen, das dritte zwischen zweitem und drittem Endoturbinale.

Das Nasoturbinale schließt sich, die Form betreffend, an das

Fig. 3.



Erinaceus europaeus. Das isolirte Siebbein, mit dem Präsphenoid (*ps*) verwachsen, von der linken Seite gesehen. *I* Nasoturbinale. *I* × die Verlängerung des Nasoturbinale, die sich an der lateralen Nasenhöhlenwand anheftet. *II'* zweiter Riechwulst. *1* und *2* erstes und zweites Ektoturbinale; die von den Zahlen ausgehenden punktirten Linien zeigen die Seitenränder der Basallamellen, und an beiden Seiten derselben kommt ein eingerolltes Blatt zum Vorschein. *ll* die Seitenplatte; dicht oberhalb des Endes der von *ll* ausgehenden punktirten Linie findet sich der abgerundete Einschnitt im vorderen Rande der Seitenplatte, zwischen welchem und *I* × die Öffnung des Sinus maxillaris liegt; an der Seitenplatte sieht man einen vorderen, ebenen Theil durch eine bogenförmige, nach hinten konvexe Linie von dem hinteren unebenen, theilweise defekten Theile abgegrenzt; der vordere Theil bildet die mediale Wand der Kieferhöhle, während der hintere vom Stirnbein überlagert wird.

der Marsupialier sehr eng an, ein langes, dreieckiges, an der Nasenhöhlendecke und an der Siebplatte angeheftetes Blatt bildend. Der hinterste Theil ist aufgerollt, aber die Einrollung verliert sich nach vorn nach und nach und geht in eine lange, schmale Fortsetzung über, die — zum Unterschied von den Marsupialiern — nach unten an der lateralen Nasenhöhlenwand vor dem vorderen Rande der Seitenplatte angeheftet ist. Zwischen diesem Rande und der Verlängerung des Nasoturbinale findet sich eine kleine, halbmondförmige Öffnung (vgl. Textfig. 3), medial durch einen bogenförmigen Einschnitt

im vorderen Rande der Seitenplatte, lateral durch die Verlängerung des Nasoturbinale und nach unten durch die vom hinteren Ende des Maxilloturbinale ausgehende Schleimhautfalte begrenzt. Diese Öffnung führt in eine kleine, schmale pneumatische Höhle im Oberkiefer und im Thränenbein; ihre mediale Wand wird größtentheils von der Seitenplatte gebildet (*sm* Textfig. 2).

Talpa europaea.

Das Siebbein verhält sich wesentlich wie das des Igels, nur ist das Nasoturbinale viel mächtiger entfaltet und bildet in seinem vorderen Theil ein sehr hohes Blatt, durch welches das Maxilloturbinale beinahe vollständig bedeckt wird, so dass die Nasenhöhle am sagittalen Schnitt vom Siebbein fast ganz ausgefüllt erscheint.

Zwischen der Verlängerung des Nasoturbinale und einem bogenförmigen Einschnitt im Vorderrande der Seitenplatte oberhalb der Schleimhautfalte des Maxilloturbinale findet sich eine kleine Öffnung, die in einen pneumatischen Raum im Oberkiefer und im Thränenbein hineinführt.

Sorex vulgaris.

Das Siebbein verhält sich wesentlich wie das des Igels.

Der pneumatische Raum im Oberkiefer fehlt.

Cladobates. Schädel.

Die Endoturbinalien und die Riechwülste verhalten sich wesentlich wie die des Igels, dagegen finden sich nur zwei Ektoturbinalien, das erste zwischen erstem und zweitem Endoturbinale, das zweite zwischen zweitem und drittem Endoturbinale liegend.

Am vorderen Rande der Seitenplatte findet sich eine kleine, abgerundete Öffnung, in ähnlicher Weise wie beim Igel begrenzt; sie bildet den Eingang einer langen, aber schmalen Höhle in dem hinteren Theil des Oberkiefers und im Thränenbein.

Centetes ecaudatus.

Das Siebbein verhält sich wesentlich wie das des Igels.

Im hintersten Theil des Oberkiefers, im Thränenbein und in dem vordersten Theil des Stirnbeins findet sich ein langer und hoher, aber schmaler pneumatischer Raum, welcher in die Nasenhöhle am Vorderrande der Seitenplatte wie beim Igel einmündet.

Galeopithecus volans. Schädel.

Das Siebbein ist außerordentlich groß und füllt die Nasenhöhle beinahe gänzlich aus; am Sagittalschnitte wird das Maxilloturbinale beinahe vollständig vom Nasoturbinale und von dem sehr langen und hohen zweiten Riechwulst überlagert.

Es finden sich vier Endoturbinalien, die sechs Riechwülste tragen, indem nicht allein die Basallamelle des zweiten, sondern auch die des vierten Endoturbinale sich jede in zwei Blätter theilt, jedes einen Riechwulst bildend. Trotz der Vergrößerung der Zahl der Riechwülste schließen sie sich, die Form und das gegenseitige Größenverhältnis betreffend, an den Insectivortypus sehr eng an. Es finden sich drei Ektoturbinalien, in derselben Weise wie beim Igel gelagert.

An der Vorderfläche des Keilbeinkörpers findet sich eine Aushöhlung, die vom hintersten Theil des sechsten Riechwulstes vollständig ausgefüllt wird.

Zwischen dem vorderen Rande der Seitenplatte und der Verlängerung des Nasoturbinale, oberhalb des Maxilloturbinale, findet sich eine kleine Öffnung, die in eine lange Höhle im Oberkiefer und im Thränenbein hineinführt.

Hyracoidea.

Hyrax sp. Schädel.

Das sehr umfangreiche Siebbein besitzt vier Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter theilt, jedes einen Riechwulst bildend. Die Form der Riechwülste ist der der Insectivoren sehr ähnlich. Der vorderste und der hinterste Theil von Nasoturbinale ist einfach eingerollt, während der mittlere Theil, welcher eine Verlängerung an der lateralen Nasenhöhlenwand vor der Seitenplatte in gleicher Weise wie bei den Insectivoren herabsendet, pneumatisch ist (s. unten). Es finden sich vier Ektoturbinalien; erstes bis drittes lagern zwischen erstem und zweitem Endoturbinale, viertes zwischen zweitem und drittem. Erstes Ektoturbinale bildet einen ziemlich hohen, abgerundeten Wall, dem eine Einrollung vollständig fehlt, und diese sonderbare Form wird dadurch hergestellt, dass die Kieferhöhle sich durch die ganze Breite seiner Basallamelle ausbreitet. Die übrigen Ektoturbinalien sind dem gewöhnlichen Typus nach gebaut.

Zwischen dem Vorderrande der Seitenplatte und der Verlängerung des Nasoturbinale findet sich eine abgerundete Öffnung, medial

durch einen bogenförmigen Einschnitt im Rande der Seitenplatte begrenzt; nach unten ist die knöcherne Einrahmung der Öffnung unvollständig, wird aber sicherlich von der Schleimhaut ergänzt. Diese Öffnung führt in eine große, unregelmäßige Höhle, die sich in dem obersten Theil des Oberkiefers, im Nasen- und Stirnbein, und weiter nach unten theils in der Orbitalplatte des letzten Knochens, theils im Thränenbein ausbreitet. Vom Nasenbein verlängert sich die Höhle theils in den mittleren Theil des Nasoturbinale, theils in das erste Ektoturbinale hinein, welches dadurch die oben erwähnte Form erreicht.

Hinter dem fünften Riechwulst findet sich eine ovale Öffnung, welche den Eingang einer hohen, aber schmalen Höhle im Präsphenoid bildet; der hinterste abgerundete Theil des Riechwulstes erstreckt sich durch die Öffnung, die er beinahe ganz ausfüllt, eine kurze Strecke nach hinten in die Höhle hinein.

Chiroptera.

Pteropus sp.

Das Siebbein besitzt vier Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter spaltet und zwei Riechwülste bildet. Das Nasoturbinale ist sehr schwach entwickelt und bildet einen sehr niedrigen Wall, der, in einem nach vorn konvexen Bogen von der Siebplatte bis zum Vorderrande der Seitenplatte laufend, vollständig von dem zweiten Riechwulst überlagert wird. Das hintere, abgerundete Ende des fünften Riechwulstes füllt eine seichte Vertiefung an der Vorderfläche des Präsphenoids aus. Zwischen dem ersten und zweiten Endoturbinale finden sich zwei Ektoturbinalien, von denen das zweite sich durch seine bedeutende Größe auszeichnet. Das dritte Ektoturbinale liegt zwischen dem zweiten und dritten Endoturbinale.

Oberhalb des Maxilloturbinale am vorderen Rande der Seitenplatte gerade unterhalb der Stelle, wo das rudimentäre Nasoturbinale den Vorderrand der Seitenplatte erreicht, findet sich eine kleine ovale, frontal gelagerte Öffnung, deren medialer Umfang sowohl als ihre oberste und unterste Ecke vom Rande der Seitenplatte scharf begrenzt, während der laterale Umfang von der lateralen Nasenhöhlenwand gebildet wird. Die Öffnung führt in eine kleine und schmale Höhle im Oberkiefer und im Thränenbein; ihre mediale Wand wird größtentheils von der Seitenplatte gebildet.

Vesperugo noctula.

Es finden sich vier Endoturbinalien und vier Riechwülste. Das Nasoturbinale bildet in seiner hinteren Hälfte einen niedrigen Wall, breitet sich aber an der Spitze des zweiten Riechwulstes in eine große, dreieckige Platte aus, die mit ihrer Basis an der Nasenhöhlendecke angeheftet ist. Es findet sich nur ein großes und doppelt eingerolltes Ektoturbinale, zwischen dem ersten und zweiten Endoturbinale liegend.

Es findet sich kein pneumatischer Raum.

Carnivora.

Canis familiaris[1].

Die Regio olfactoria zeichnet sich durch ihren großen Umfang und namentlich durch ihre bedeutende Höhe aus. Das Siebbein ist sehr umfangreich und nimmt am Sagittalschnitte einen sehr großen Theil der ganzen Nasenhöhle für sich in Anspruch und verlängert sich außerdem nach hinten in den Körper des Präsphenoids tief hinein.

Es finden sich vier Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter spaltet, von denen jedes einen Riechwulst bildet. Die Riechwülste zeichnen sich durch ihre sehr charakteristische Form aus. Das Nasoturbinale schließt sich an das der Insectivoren sehr eng an; in dem hintersten Theil einfach eingerollt bildet es ein dreieckiges Blatt, dessen Spitze wie eine Verlängerung an der lateralen Nasenhöhlenwand vor dem Vorderrande der Seitenplatte angeheftet ist; zweiter bis vierter Riechwulst bilden in ihren hintersten Hälften schmale, cylindrische Wälle, die nach vorn in große, ziegelförmig geordnete, plattenförmige Partien übergehen, welche mit zahlreichen sekundären Faltungen versehen sind. Der fünfte Riechwulst ist lang und glatt, und sein hinteres, abgerundetes Ende füllt eine sehr tiefe Aushöhlung im Körper des Präsphenoids vollständig aus.

Es finden sich sechs Ektoturbinalien, in einer Reihe geordnet; erstes bis fünftes liegen zwischen erstem und zweitem Endoturbinale, sechstes zwischen zweitem und drittem (vgl. Textfig. 4 und 6). Die Ektoturbinalien, die nach dem Typus des doppelt eingerollten Ethmoturbinale gebildet sind, zeichnen sich durch ihre bedeutende Größe

[1] Ich habe im Ganzen die Köpfe von 35 Hunden von verschiedenem Alter und verschiedenen Rassen untersucht.

aus; die Basallamellen sind breit und die eingerollten Blätter sehr umfangreich und größtentheils mit glatter Oberfläche versehen; demnach hebt sich der Theil der Regio olfactoria, welcher zwischen erstem und zweitem Endoturbinale liegt, hoch empor und bildet eine große Tasche im Nasen- und Stirnbein, die ganz von den großen Ektoturbinalien ausgefüllt wird, und diese beiden Knochen bilden einen nicht unbeträchtlichen Theil der Nasenscheidewand (*s'*—*s''* Textfig. 6;

Fig. 4. Fig. 5.

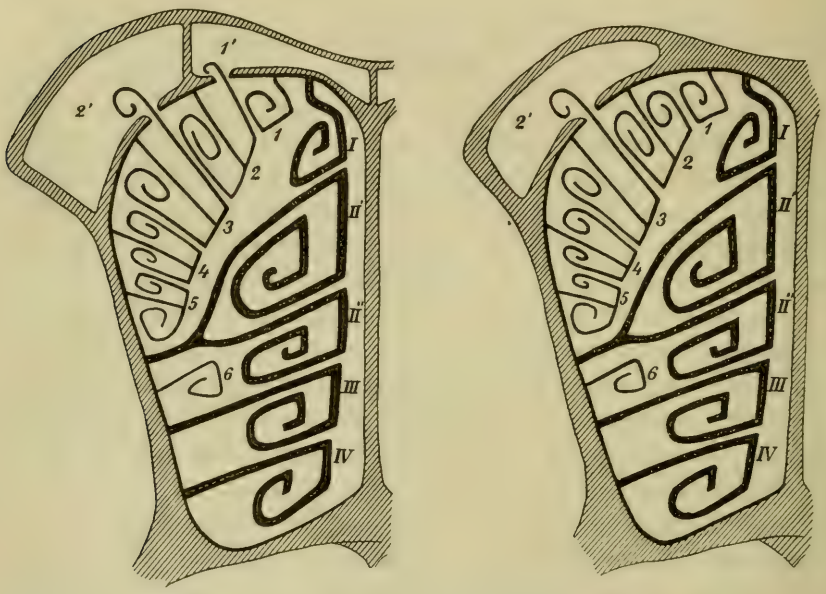


Fig. 4. *Großer Hund.* Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.
Fig. 5. *Kleiner Hund.* Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. Nur die pneumatische Höhle *2'* ist vorhanden.

s. außerdem Fig. 1 und vgl. die Partien der Regio olfactoria, die oberhalb einer Querlinie durch den Ursprung des Nasoturbinale liegen).

Bei zwei Exemplaren fanden sich sechs Ektoturbinalien zwischen erstem und zweitem Endoturbinale, indem ein kleines einfach eingerolltes zwischen drittem und viertem Ektoturbinale eingeschaltet war.

Die Pneumaticität des Schädels verhält sich folgendermaßen: Am hinteren Ende des Zwischenraumes zwischen den Basallamellen des zweiten und dritten Ektoturbinale findet sich eine abgerundete Öffnung, die in einen pneumatischen Raum im Stirnbein führt (Höhle *2'*

in Textfig. 4 und 5 und Taf. XXVII Fig. 1). Bei großen Hunden (vgl. Taf. XXVII Fig. 1) nimmt dieser Raum das ganze Stirnbein ein und bildet eine tiefe und unregelmäßige Höhle; bei kleinen Hunden (z. B. beim Dachshund, Terrier etc.) erreicht die Höhle bei Weitem

Fig. 6.

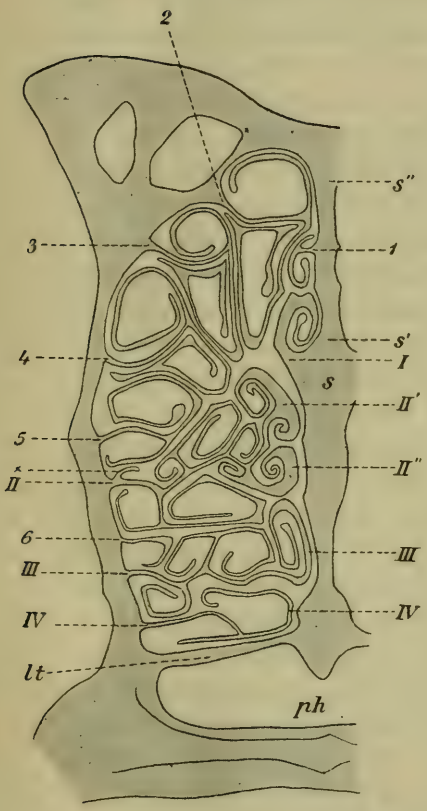


Fig. 7.

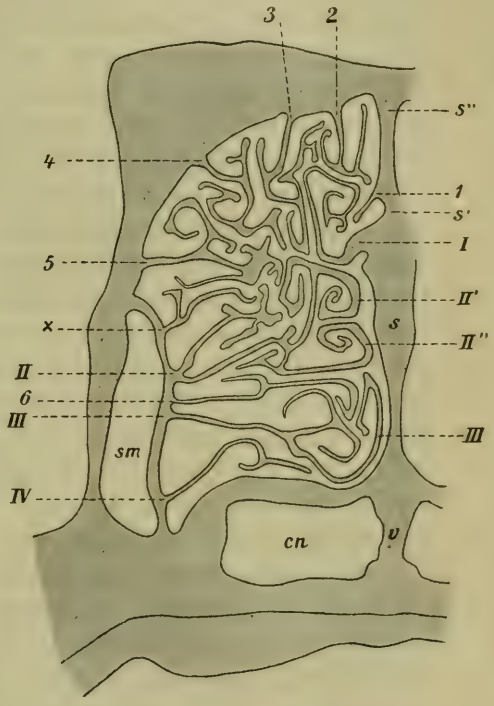


Fig. 6. *Großer Hund.* Querschnitt durch die Nasenhöhle, dicht hinter m_2. Die Knochenblätter der Ethmoturbinalien sind nicht dargestellt. *s* Nasenscheidewand; *s'*—*s''* ihr oberster, vom Nasen- und Stirnbein gebildeter Theil. *lt* Lamina transversalis. *ph* Pharynx. × ein sekundäres Blatt vom zweiten Endoturbinale (*II*).

Fig. 7. Derselbe. Querschnitt durch m_1. × das sekundäre Blatt des zweiten Endoturbinale, welches sich in diesem Schnitte als ein scheinbar selbständiges Ethmoturbinale darstellt. *sm* Sinus maxillaris. *v* Vomer. *cn* der hinterste Theil der Nasenhöhle. *s*, *s'*, *s''* vgl. die nebenstehende Figur.

nicht einen so bedeutenden Umfang, indem sie sich selbst bei alten Exemplaren nur bis zur Querebene durch den Processus orbitalis des Stirnbeins erstreckt; noch stärker reducirt findet sich die Höhle beim Mops (sie bildet einen ganz kurzen und niedrigen Raum im aller-

vordersten Theil des Stirnbeins) und bei einem Paar sehr kleinen und alten Hunden fehlte sie gänzlich.

Beim erwachsenen Hunde findet sich das scheinbar sehr eigenthümliche Verhältnis, dass der hinterste Theil des medialen Blattes des dritten Ektoturbinale sich in den pneumatischen Raum erstreckt; mittels einer eingeengten Partie verlängert sich das Blatt durch die Öffnung und faltet sich im vordersten Theil der Höhle fächerförmig aus[1] (vgl. Taf. XXVII Fig. 1×). Man könnte vielleicht nach diesem Befunde zu urtheilen geneigt sein dem pneumatischen Raum beim Hunde einen speciellen, von dem den Räumen aller übrigen Säugethiere zukommenden, ganz verschiedenen morphologischen Werth beizumessen: das Siebbein verlängert sich in die Höhle hinein, d. h. die Höhle ist nur ein integrirender Theil der Nasenhöhle, dazu bestimmt das umfangreiche Siebbein zu beherbergen. Diese Auffassung hält nicht Stich, und eine Untersuchung der Entwicklung liefert den besten Beweis: die pneumatische Höhle wird erst einige Zeit nach der Geburt entfaltet; bei dem ca. vier Wochen alten Hündchen findet sich die kleine Öffnung dicht hinter dem abgerundeten Ende des medialen Blattes des dritten Ektoturbinale und führt in eine kleine »leere« Höhle ein (vgl. Taf. XXVII Fig. 3), aber mit zunehmendem Alter schiebt sich das Blatt nach und nach durch die Öffnung und faltet sich in der für den erwachsenen Hund erwähnten Weise aus (vgl. Taf. XXVII Fig. 2; das Blatt ist eben im Begriffe sich auszufalten).

Bei großen Hunden findet man noch einen pneumatischen Raum[2] im Fornix (vgl. Höhle *1'* in Textfig. 4 und Taf. XXVII Fig. 1); die Öffnung liegt am hinteren Ende des Zwischenraumes zwischen den Basallamellen des ersten und zweiten Ektoturbinale und führt in eine kleine Höhle, die im vordersten Theil des Stirnbeins vor der Höhle *2'* liegt; das mediale Blatt des zweiten Ektoturbinale (Taf. XXVII Fig. 1××) verhält sich zu dieser Höhle in ähnlicher Weise wie das des dritten Ektoturbinale zur Höhle *2'*. Die Höhle *1'* findet sich nur bei großen Hunden; bei mittelgroßen (Pudel etc.) und bei kleinen fehlt sie konstant.

[1] Die Schleimhaut des in der Höhle liegenden Theils des Blattes ist mit Flimmerepithel versehen.

[2] Sussdorf (5, pag. 285) und Ellenberger und Müller (4, pag. 466) erwähnen zwei Höhlen im Stirnbein des Hundes: die »Stirn-Nasenhöhle« und die »eigentliche Stirnhöhle«; die erstgenannte Höhle ist kein pneumatischer Raum, sondern nur der Raum zwischen Nasoturbinale und lateraler Nasenhöhlenwand, welcher größtentheils von den Ektoturbinalien ausgefüllt ist; die Verfasser geben gar nicht die Lage der Öffnungen an.

In dem vorderen Rande der Seitenplatte oberhalb des Maxilloturbinale findet sich ein bogenförmiger Einschnitt, welcher den hinteren (medialen) Umfang einer Öffnung, während die Verlängerung des Nasoturbinale den vorderen Umfang desselben bildet; sie führt in eine hohe, aber schmale Höhle im hintersten Theil des Oberkiefers, im Thränen- und Gaumenbein (*sm* Textfig. 7); die mediale Wand der Höhle wird größtentheils von der Seitenplatte des Siebbeins gebildet. Diese Höhle findet sich konstant bei allen Hunden, von ihrer Größe ganz unabhängig.

Diese Untersuchung über die Pneumaticität des Schädels beim Hunde bietet großes Interesse dar. Die Pneumaticität, die auf den Fornix und den obersten Theil der medialen Orbitalwand beschränkt ist (wir sehen von der Höhle im Oberkiefer ab), kommt durch die Entwicklung eines Systems von pneumatischen Räumen von der Regio olfactoria (von den Zwischenräumen der Basallamellen) zu Stande, und dieses System zeigt sowohl betreffs der Zahl als des Umfanges der Höhlen eine sehr auffällige Abhängigkeit von der Größe des Thieres, indem man alle Übergänge von einem vollständigen Fehlen an pneumatischen Höhlen im Fornix bei dem sehr kleinen Hunde bis zu einem wohl entwickelten, aber nur eine geringe Zahl von Höhlen enthaltenden Systeme bei dem großen Hunde findet.

Canis lagopus.

Das Siebbein verhält sich wesentlich wie das des Hundes.

Es findet sich kein pneumatischer Raum im Fornix.

Im Oberkiefer, Thränen- und Gaumenbein findet sich eine hohe und schmale Höhle, die in die Nasenhöhle am Vorderrande der Seitenplatte in ähnlicher Weise wie beim Hunde einmündet.

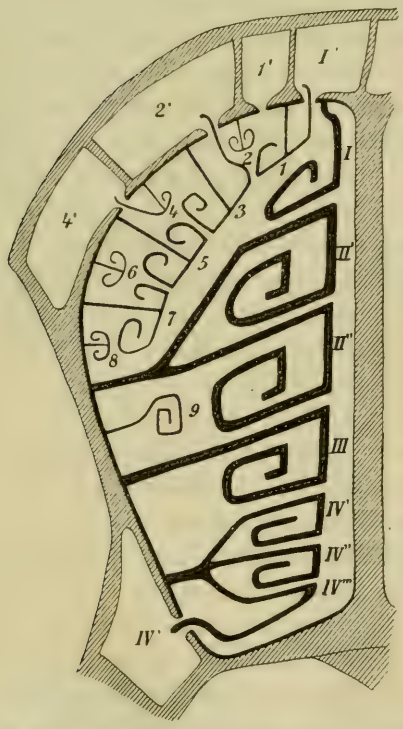
Ursus arctos.

Das Siebbein besitzt vier Endoturbinalien mit sieben Riechwülsten, indem die Basallamellen des zweiten und vierten Endoturbinale sich respektiv in zwei und drei Blätter spalten. Das Nasoturbinale verhält sich wie das des Hundes; die übrigen Riechwülste sind dagegen ziemlich kurz und schmal, und es fehlen ihnen die für die Raubthiere charakteristischen vorderen, stark gefalteten Partien. Es finden sich neun Ektoturbinalien, in der in Textfig. 8 dargestellten Weise gelagert; das 1., 3., 5., 7. und 9. Ektoturbinale bilden die mediale Reihe. Im Übrigen verhält sich das Siebbein wesentlich wie das des Hundes.

Von der Regio olfactoria geht ein System von pneumatischen Räumen aus, die sich folgendermaßen verhalten (vgl. Textfig. 8 und 9):

Höhle *1'*: Im Zwischenraum zwischen den Basallamellen des ersten Endo- und des ersten Ektoturbinale findet sich eine kleine ovale Öffnung, die in eine hohe aber sehr schmale Höhle im hintersten Theil des Nasenbeins hineinführt. Das hintere Ende des medialen Blattes des ersten Ektoturbinale verlängert sich durch die Öffnung eine kurze Strecke in die Höhle hinein.

Fig. 8.



Ursus arctos. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Höhle *1'*: Im Zwischenraum der Basallamellen des ersten und zweiten Ektoturbinale findet sich eine ca. 1 cm lange, schmale Öffnung einer unregelmäßigen Höhle, die im Stirnbein hinter der vorhergehenden liegt.

Höhle *2'*: Die spaltförmige, ca. 1 cm lange Öffnung liegt in dem Zwischenraume zwischen den Basallamellen des zweiten und dritten Ektoturbinale. Sie bildet eine große und unregelmäßige Höhle, die sich nach hinten lateral von der Höhle *1'* erstreckt und sich zu einem großen Raum im hintersten Theil des Stirnbeins und vordersten Theil des Scheitelbeins ausweitet; sie verlängert sich nach unten in den obersten Theil der Ala parva hinab. Das mediale Blatt des zweiten Ektoturbinale ragt durch die Öffnung eine kurze Strecke in die Höhle hinauf.

Höhle *4'* bildet einen kleinen Raum im Stirnbein lateral von der Höhle *2'*; die spaltförmige Öffnung, durch welche sich das laterale Blatt des vierten Ektoturbinale in die Höhle hinein verlängert, liegt in dem Zwischenraume zwischen den Basallamellen des vierten und fünften Ektoturbinale.

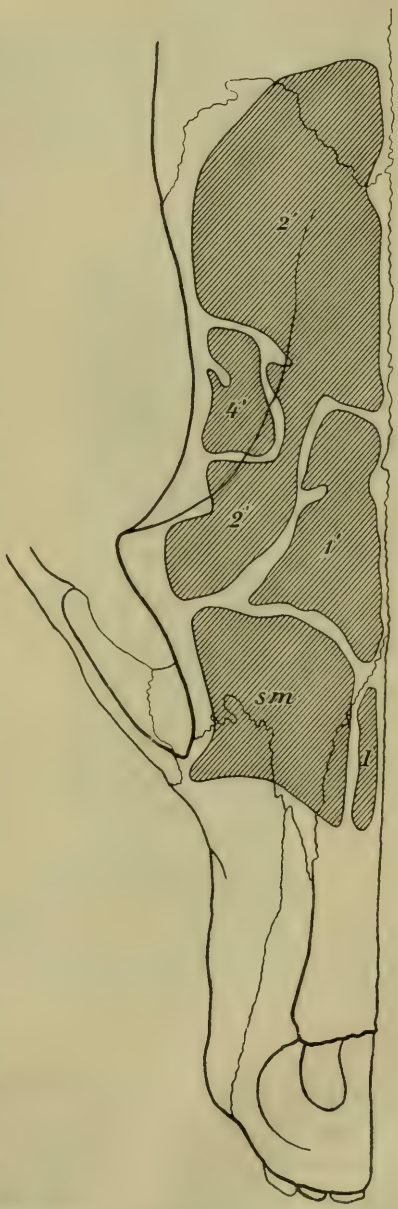
Höhle *IV'*: Am hintersten Ende des siebenten Riechwulstes, dicht am Septum, findet sich eine schmale, ovale Öffnung, die den Eingang einer recht großen Höhle im Körper des Präsphenoids bildet. Der hinterste Theil des Riechwulstes erstreckt sich durch die Öffnung ein wenig in die Höhle hinein.

Am vorderen Rande der Seitenplatte des Siebbeins findet sich eine Öffnung, deren Begrenzung sich wie die des Hundes verhält. Sie führt in eine große, unregelmäßige Höhle (*sm* Textfig. 9) im hinteren Theil des Oberkiefers hinein, aber die Höhle verlängert sich außerdem theils nach hinten in das Gaumenbein hinein, theils aufwärts ins Stirn- und Nasenbein hinauf und grenzt hier an die Höhlen *I'*, *1'* und *2'*.

Nasua socialis.

Das sehr umfangreiche Siebbein hat sechs Endoturbinalien mit sieben Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter spaltet. Die Form betreffend schließen sich die Riechwülste an die des Bären sehr eng an, nur dass bei Nasua fünfter, sechster und siebenter Riechwulst jeder seine selbständige Basallamelle be-

Fig. 9.

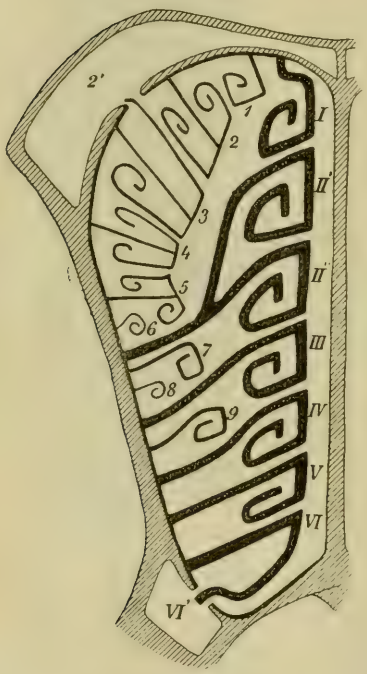


Ursus arctos. Rechte Hälfte des Kopfes von oben gesehen, mit Umriss der pneumatischen Höhlen (vgl. den Text).

sitzt. Es finden sich neun Ektoturbinalien, über deren Lage und Ordnung vgl. Textfig. 10.

Im Stirnbein findet sich eine ziemlich große, unregelmäßige Höhle, (2′ in Textfig. 10), deren hinterste Grenze beinahe die Querebene durch das Kiefergelenk erreicht; am hinteren Ende des Zwischenraumes zwischen den Basallamellen des zweiten und dritten Ektoturbinale liegt ihre ovale, ca. 3 mm lange Öffnung, in welcher der hinterste Rand des medialen Blattes des dritten Ektoturbinale steckt.

Fig. 10.



Nasua socialis. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Hinter dem siebenten Riechwulst dicht am Septum findet sich eine schmale, ovale Öffnung, die in eine recht große Höhle im Körper des Präsphenoids hineinführt; das hinterste Ende des Riechwulstes verlängert sich eine ganz kurze Strecke in die Höhle.

Am vorderen Rande der Seitenplatte findet sich eine Öffnung; sie und die zugehörige Höhle entsprechen genau denen des Hundes.

Procyon cancrivorus.

Das Siebbein verhält sich wie das bei Nasua, nur dass es bei Procyon sich viel länger in den Körper des Präsphenoids erstreckt als bei Nasua; beim erstgenannten wird die Aushöhlung im Präsphenoid von dem siebenten und von einem Theil des sechsten Riechwulstes ausgefüllt, während sie bei Nasua nur einen Theil des siebenten Riechwulstes beherbergt.

Im Stirnbein findet sich ein pneumatischer Raum, der der Höhle 2′ der Nasua entspricht, aber viel kleiner als diese ist.

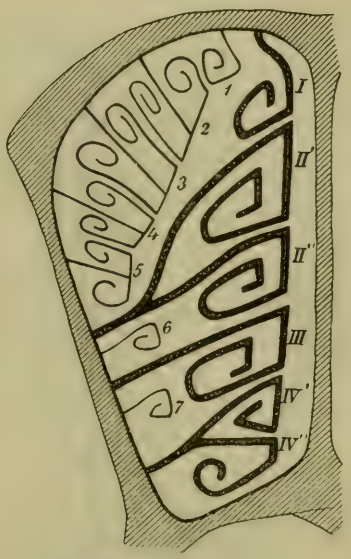
In der Basis cranii findet sich kein pneumatischer Raum.

Die Höhle im Oberkiefer, Thränen- und Gaumenbein verhält sich wie die der Nasua.

Mustela foina.
Mustela furo.
Mustela erminea.

Das große Siebbein besitzt vier Endoturbinalien mit sechs Riechwülsten, indem die Basallamellen des zweiten und vierten Endoturbinale sich jede in zwei Blätter spalten (vgl. Textfig. 11). Die Riechwülste schließen sich, die Form betreffend, im Wesentlichen an die des Hundes eng an. Fünfter und sechster Riechwulst füllen die Aushöhlung im Körper des Präsphenoids vollständig aus. Es finden sich sieben Ektoturbinalien, über deren Lage vgl. Textfig. 11.

Fig. 11.



Mustela foina. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Im hintersten Theil des Oberkiefers findet sich eine kleine pneumatische Höhle, die in die Nasenhöhle am Vorderrande der Seitenplatte, in ähnlicher Weise wie beim Hunde, einmündet.

Lutra vulgaris.

Die Zahl der Endoturbinalien und der Riechwülste wie bei Mustela.

Es finden sich sechs Ektoturbinalien, wie die sechs obersten bei Mustela gelagert.

Im hintersten Theil des Oberkiefers findet sich eine kurze und schmale, aber hohe Höhle, die in die Nasenhöhle wie bei Mustela einmündet.

Meles taxus.

Das Siebbein besitzt vier Endoturbinalien mit sieben Riechwülsten; die Zahl der Riechwülste kommt durch eine Spaltung der Basallamellen des zweiten und vierten Endoturbinale in ähnlicher Weise wie beim Bären zu Stande (vgl. Textfig. 12). Es finden sich zehn Ektoturbinalien, über deren Lage und Ordnung vgl. Textfig. 12.

Es findet sich eine hohe und lange pneumatische Höhle, die sich durch den hintersten Theil des Oberkiefers und das Thränen-

bein in die Orbitalplatte des Stirnbeins, bis ungefähr zur Querebene durch den Processus orbitalis des Stirnbeins erstreckt. Sie mündet in die Nasenhöhle am Vorderrande der Seitenplatte, in ähnlicher Weise wie beim Hunde.

Thiosmus suffocans.

Das Siebbein hat vier Endoturbinalien mit sechs Riechwülsten, indem die Basallamellen des zweiten und vierten Endoturbinale sich jede in zwei Blätter spaltet wie bei Mustela. Es finden sich sechs Ektoturbinalien, von denen erstes bis fünftes zwischen erstem und zweitem Endoturbinale liegen, sechstes zwischen zweitem und drittem.

Im Oberkiefer findet sich eine sehr kleine Höhle, deren Öffnung am Vorderrande der Seitenplatte wie die des Dachses liegt.

Fig. 12.

Meles taxus. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Viverra genetta.

Es finden sich vier Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter spaltet; die Form der Riechwülste ist der der Katze sehr ähnlich, nur sind sie mehr langgestreckt. Es finden sich fünf Ektoturbinalien; erstes bis viertes liegen zwischen erstem und zweitem Endoturbinale, fünftes zwischen zweitem und drittem (vgl. Textfig. 15).

Am hinteren Ende des Zwischenraumes zwischen den Basallamellen des zweiten und dritten Ektoturbinale findet sich eine kleine, abgerundete Öffnung, die in eine Höhle im mittleren Theil der Pars frontalis und im oberen Theil der Pars orbitalis des Stirnbeins führt. Vom Boden der Höhle hebt sich eine sagittal gelagerte Scheidewand, die die Höhle in einen kleineren medialen und einen größeren lateralen Raum theilt; im erstgenannten Raum steckt das hinterste

Ende des lateralen Blattes des zweiten Ektoturbinale, im letztgenannten das des medialen Blattes des dritten Ektoturbinale.

Im hintersten Theil des Oberkiefers findet sich eine hohe und ziemlich lange, aber schmale Höhle, die in die Nasenhöhle am Vorderrande der Seitenplatte, in ähnlicher Weise wie bei den übrigen Raubthieren, einmündet.

Herpestes fasciatus.

Das Siebbein verhält sich wesentlich wie das bei Viverra, nur finden sich sechs Ektoturbinalien, von denen erstes bis fünftes zwischen erstem und zweitem Endoturbinale liegen, sechstes zwischen zweitem und drittem.

Die hohe, aber kurze und schmale Höhle im Oberkiefer verhält sich wie die bei Viverra.

Herpestes ichneumon. Schädel.

Ich habe den Schädel eines Ichneumons aufgemeißelt, ohne ihn zu durchsägen; das Siebbein ist daher nicht untersucht worden.

Im Fornix findet sich kein pneumatischer Raum.

Im Oberkiefer findet sich eine kleine Höhle, die sich wie die bei Viverra verhält.

Paradoxurus musanga.

Die Endoturbinalien und die Riechwülste verhalten sich wesentlich wie die der übrigen Viverriden. Es finden sich dagegen sieben Ektoturbinalien; erstes bis fünftes liegen zwischen erstem und zweitem Endoturbinale und sind in zwei Reihen angeordnet, indem erstes, zweites und fünftes Ektoturbinale die mediale Reihe bilden; sechstes Ektoturbinale liegt zwischen zweitem und drittem, siebentes zwischen drittem und viertem Endoturbinale.

Im hintersten Theil des Oberkiefers, im Thränenbein, im vorderen Theil der Orbitalplatte des Stirnbeins und im obersten Theil des Gaumenbeins findet sich ein schmaler, aber hoher und langer pneumatischer Raum, der in die Nasenhöhle am Vorderrande der Seitenplatte, in ähnlicher Weise wie die Höhle bei Viverra, einmündet.

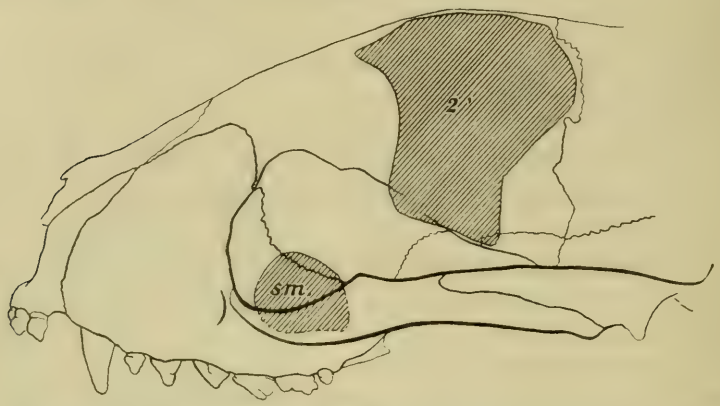
Arctitis binturong. Schädel.

Das Siebbein verhält sich wesentlich wie das des Paradoxurus.

Am hinteren Ende des Zwischenraumes zwischen den Basallamellen des zweiten und dritten Ektoturbinale findet sich eine

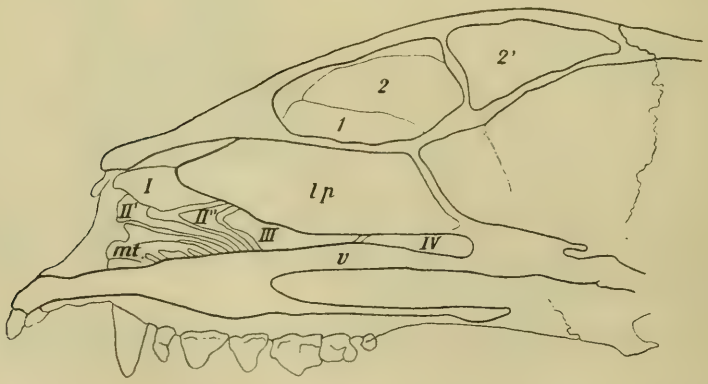
schmale, ca. 3 mm lange Öffnung, die den Eingang einer großen und tiefen Höhle bildet (*2'* Textfig. 13 und 14), die sich in der hinteren Hälfte des Stirnbeins ausbreitet, sich nach hinten bis an die

Fig. 13.



Arctitis binturong. Der Schädel von der linken Seite gesehen, mit dem Umriss der pneumatischen Höhlen (*2'* und *sm* vgl. den Text).

Fig. 14.



Arctitis binturong. Längsschnitt durch den Schädel; der oberste vom Stirn- und Nasenbein gebildete Theil der Nasenscheidewand ist entfernt worden. Bemerkenswerth die außerordentlich große Höhe der Nasenhöhle. *I, II', II'', III, IV* erster bis fünfter Riechwulst; *1* und *2* erstes und zweites Ektoturbinale. *lp* Lamina perpendicularis. *v* Vomer. *mt* Maxilloturbinale. *2'* der pneumatische Raum im Stirnbein.

Sutura coronalis, nach unten bis an die Ala parva erstreckend. Ihre vordere Grenze liegt ungefähr an der Querebene durch den Processus orbitalis des Stirnbeins; der vor dieser Querebene liegende Theil

des Stirnbeins ist nicht pneumatisch, sondern bildet die Decke der Regio olfactoria, indem er sich über den großen Blättern der obersten Ektoturbinalien hoch emporwölbt (vgl. Textfig. 14; man sieht die große Tasche, welche die Regio olfactoria im vorderen Theil des Stirnbeins bildet, und die vom ersten und zweiten Ektoturbinale [1 und 2] ganz ausgefüllt wird). Durch die Öffnung verlängert sich der hinterste Rand des medialen Blattes des dritten Ektoturbinale eine kurze Strecke (ca. 1 mm) in die Höhle ein.

Im hintersten Theil des Oberkiefers, im Thränenbein und im vorderen Theil der Orbitalplatte des Stirnbeins findet sich eine kleine Höhle (*sm* Textfig. 13), die am Vorderrande der Seitenplatte in die Nasenhöhle einmündet.

Hyaena striata.

Der Kopf eines jüngeren Exemplars (das bleibende Gebiss ist vorhanden, die Zähne sind aber nur ganz wenig abgenutzt) zeigt folgende Verhältnisse:

Das sehr umfangreiche Siebbein nimmt den größten Theil der ganzen Nasenhöhle für sich in Anspruch; am sagittalen Schnitt wird das Maxilloturbinale von den vorderen, stark gefalteten Theilen der Riechwülste beinahe vollständig bedeckt. Es finden sich vier Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten zufolge der Spaltung der Basallamelle des zweiten Endoturbinale (vgl. Textfig. 15). Die Riechwülste schließen sich, die Form betreffend, an die der Katze sehr eng an. Im Körper des Präsphenoids findet sich eine tiefe Aushöhlung, die vom hinteren Ende des fünften Riechwulstes vollständig ausgefüllt wird. Es finden sich fünf Ektoturbinalien, in der in Textfig. 15 dargestellten Weise gelagert.

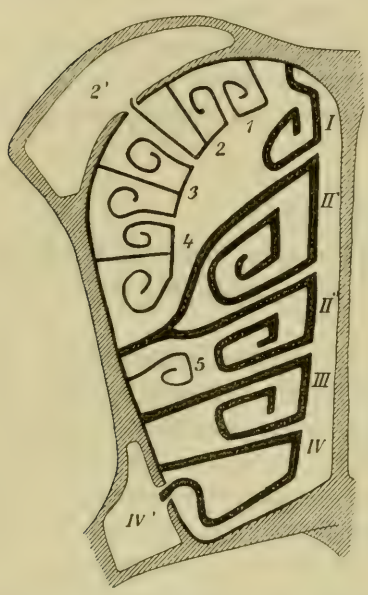
In der hinteren Hälfte des Stirnbeins findet sich eine recht große, pneumatische Höhle, deren Öffnung ganz nach hinten im Zwischenraume zwischen den Basallamellen des zweiten und dritten Ektoturbinale liegt. Das laterale Blatt des zweiten Ektoturbinale verlängert sich ein wenig in die Höhle hinein (vgl. die Höhle *2'* in Textfig. 15).

Im hintersten Theil des Oberkiefers findet sich eine kurze und schmale, aber hohe Höhle, die am Vorderrande der Seitenplatte in die Nasenhöhle einmündet (vgl. den Hund).

Ich habe außerdem den Schädel einer alten Hyäne untersucht; hier fand sich ein großer pneumatischer Raum (*2'*), dem des jüngeren Exemplars entsprechend. Dieser Raum war sehr asymmetrisch; der

rechte erstreckte sich durch die hintere Hälfte des Stirnbeins in den vorderen Theil des Scheitelbeins hinein (ungefähr die Querebene durch das Kiefergelenk erreichend), breitete sich aber über die Mittellinie in die linke Hälfte hinein, in welcher er beinahe denselben Umfang wie in der rechten Hälfte erreichte; die entsprechende linke Höhle war zu einer kleinen Tasche reducirt, welche die Oberfläche des Schädels nicht erreichte, indem sie von der rechten Höhle überlagert wurde. Vor dieser Höhle (*2'*) fand sich noch eine kleine, langgestreckte Höhle (*1'*), deren Öffnung im Zwischenraume zwischen den Basallamellen des ersten und zweiten Ektoturbinale lag; das mediale Blatt des zweiten Ektoturbinale verlängerte sich eine kurze Strecke in die Höhle hinein. Im Oberkiefer war eine Höhle vorhanden, welche der des jüngeren Exemplars vollständig entsprach.

Fig. 15.



Hauskatze. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Felis catus domestica[1].

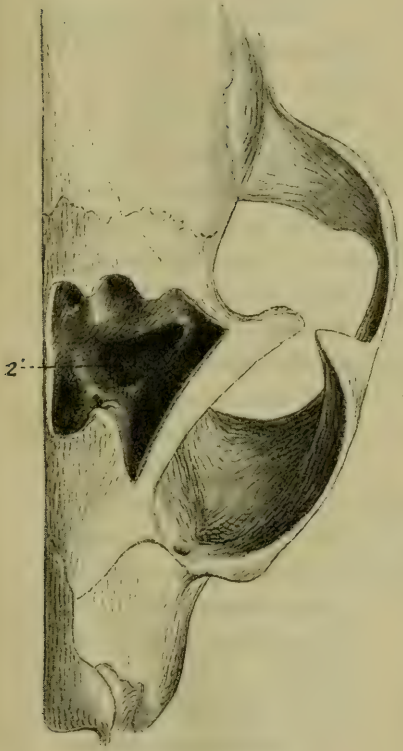
Das sehr umfangreiche Siebbein füllt den allergrößten Theil der kurzen, aber sehr hohen Nasenhöhle aus; es besitzt vier Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten (vgl. Textfig. 15). Die Riechwülste zeichnen sich durch ihren sehr ausgeprägten Raubthiertypus aus, nur sind sie alle ziemlich kurz. Im Körper des Präsphenoids findet sich eine seichte Vertiefung, die vom hintersten, abgerundeten Ende des fünften Riechwulstes ausgefüllt wird. Es finden sich fünf Ektoturbinalien, über deren Lage vgl. Textfig. 15; die Ektoturbinalien zeichnen sich durch ihre bedeutende Größe aus (namentlich die vier obersten), und die Regio olfactoria bildet eine sehr große Nische im Nasentheile des Stirnbeins, die ganz von den Ektoturbinalien aus-

[1] Im Ganzen wurden 12 Köpfe untersucht.

gefüllt wird (vgl. Textfig. 18); das Stirnbein bildet daher einen recht beträchtlichen Theil der Nasenscheidewand.

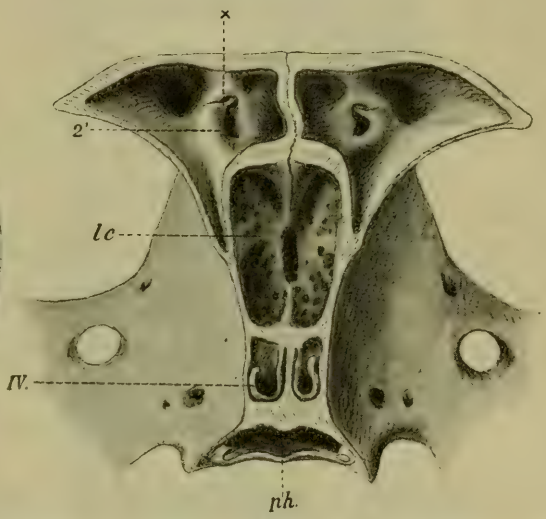
Am hinteren Ende des Zwischenraumes, zwischen den Basallamellen des zweiten und dritten Ektoturbinale, findet sich eine kleine, ovale, ca. 3 mm hohe Öffnung einer großen, unregelmäßigen Höhle, die sich in dem größten Theil des Stirnbeins ausbreitet (vgl.

Fig. 16.



Hauskatze. Linke Hälfte des Kopfes von oben gesehen. Der pneumatische Raum im Stirnbein ist aufgemeißelt; im vorderen Theil des Raumes sieht man die Öffnung.

Fig. 17.

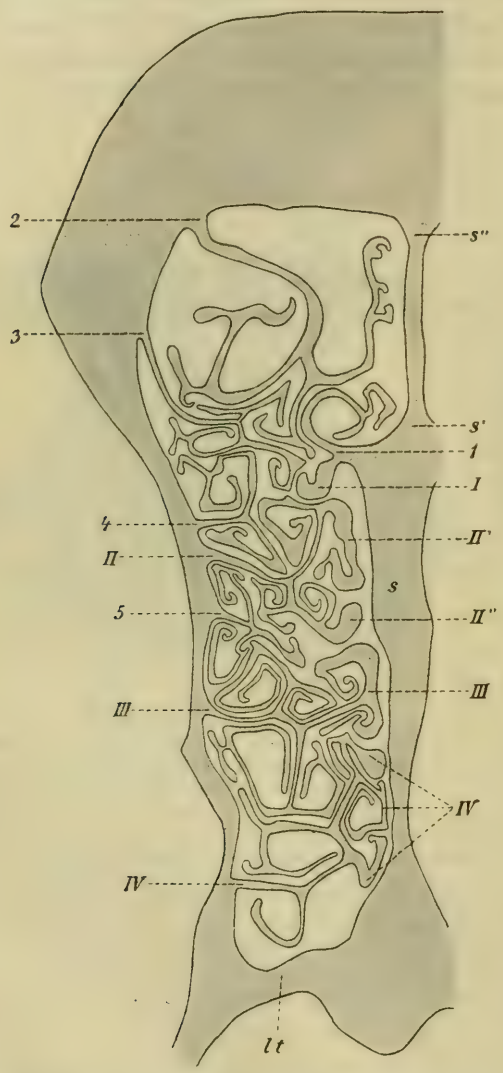


Hauskatze. Querschnitt des Kopfes durch die Processus orbitales der Stirnbeine. *2'* der pneumatische Raum im Stirnbein; die punktirte Linie ist gegen die Öffnung gerichtet, an deren lateralem Umfang der hintere Rand des lateralen Blattes des zweiten Ektoturbinale zum Vorschein kommt. Unterhalb des pneumatischen Raumes sieht man die Grube für den Bulbus olfactorius, deren Boden durch die Lamina cribrosa (*lc*) gebildet wird; unterhalb dieser Grube findet sich der Querschnitt durch den hintersten Theil der Nasenhöhle, in welcher man den Schnitt durch das vierte Endoturbinale (*IV*) sieht, und zu unterst findet sich der Querschnitt durch den Schlundkopf (*ph*).

Höhle *2'* in den Textfig. 15 und 16); bei alten Katzen erreicht die Höhle die Sutura coronalis und streckt sich in die Orbitalplatte des Stirnbeins tief hinab (ungefähr bis zur Ala parva). Der hinterste Rand des lateralen Blattes des zweiten Ektoturbinale ragt durch die Öffnung in der Regel in Form eines ganz schmalen und niedrigen, an dem lateralen Umfange der Öffnung angehefteten Kammes hervor

(vgl. Textfig. 17 *x*); in zwei Fällen erstreckte sich eine etwas größere, ca. 1 mm breite Partie des Blattes in die Höhle hinein, während in einem Falle das Blatt gar nicht in die Höhle hineintrat, so dass die Öffnung ganz frei war.

Fig. 18.



Felis leo. Schnitt durch die rechte Hälfte der Nasenhöhle, ca. 1 cm vor der Siebplatte und ihr parallel. Die Knochenblätter der Ethmoturbinalien sind nicht gezeichnet. *s* die Nasenscheidewand; *s'—s''* der oberste Theil derselben, welcher vom Stirn- und Nasenbein gebildet wird. *lt* Lamina transversalis.

Hinter dem fünften Riechwulst findet sich eine abgerundete Öffnung, medial vom Septum begrenzt, die in eine hohe und ziemlich große Höhle im Körper des Präsphenoids hineinführt (vgl. Höhle *IV'* Textfig. 15); der fünfte Riechwulst verlängert sich durch die Öffnung eine kurze Strecke in die Höhle hinein.

Im hintersten Theil des Oberkiefers findet sich ein sehr kleiner, pneumatischer Raum; er bildet eine ganz kurze Tasche zwischen lateraler Nasenhöhlenwand und der Seitenplatte des Siebbeins und mündet in die Nasenhöhle ein durch eine abgerundete, am Vorderrande der Seitenplatte liegende Öffnung, die in ähnlicher Weise wie die des Hundes begrenzt wird.

Felis leo. ♂ sen.

Das Siebbein verhält sich im Wesentlichen wie das der Katze,

nur sind die Ethmoturbinalien mit viel zahlreicheren sekundären Faltungen versehen.

Beim Löwen finden sich drei pneumatische Höhlen, denen der Katze entsprechend. Die kurze aber tiefe Höhle *2'* besitzt einen relativ ziemlich geringen Umfang; sie breitet sich in der hinteren Hälfte des Stirnbeins aus und verlängert sich nur eine ganz kurze Strecke ins Scheitelbein hinein. Das laterale Blatt des zweiten Ektoturbinale und der hinterste Theil des fünften Riechwulstes verlängern sich ein wenig resp. in die Höhle *2'* und *IV'* hinein. Die Höhle im Oberkiefer bildet einen hohen aber kurzen Raum.

Cynaelurus jubatus. Schädel.

Das Siebbein verhält sich wesentlich wie das der Katze, und es finden sich dieselben drei pneumatischen Höhlen. Die Höhle *2'* ist groß und sehr tief und breitet sich in der hinteren Hälfte des Stirnbeins und im vorderen Theil des Scheitelbeins aus. Die Höhle *IV* nimmt nicht allein den Körper des Präsphenoids, sondern auch den des Basisphenoids ein und verlängert sich in die Ala magna hinein. Der dritte pneumatische Raum bildet eine kleine schmale Höhle, die im Thränenbein und in der Orbitalplatte des Stirnbeins liegt, verlängert sich aber in den Oberkiefer nicht hinein.

Betreffs der Pneumaticität des Schädels bei den Raubthieren werden wir noch Folgendes erwähnen: Beim Hunde und bei der Katze, von welchen Thieren eine recht bedeutende Anzahl von Köpfen untersucht worden ist, zeichneten sich die pneumatischen Höhlen durch ihre sehr konstante Ausbreitungsweise aus, während die auftretenden individuellen Variationen außerordentlich klein waren, und nur im Schädel der alten Hyäne erreichte die Variation eine bedeutende Größe.

Pinnipedia.

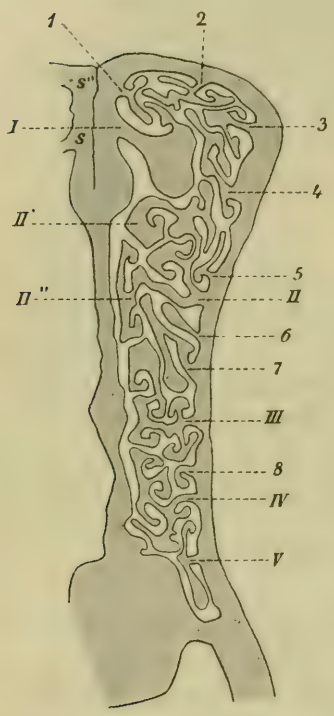
Phoca vitulina.

Halichoerus grypus.

Die Regio olfactoria ist sehr klein; sie ist hoch aber sehr schmal und füllt nur einen geringen Theil der Nasenhöhle aus, während das mächtig entfaltete Maxilloturbinale den größten Theil in Anspruch nimmt. Es finden sich fünf Endoturbinalien mit sechs Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in

zwei Blätter spaltet. Die Riechwülste (namentlich zweiter bis sechster) sind sehr kurz, aber ihre Form erinnert an die der Raubthiere. Der sechste Riechwulst füllt eine seichte Nische in der Vorderfläche des Präsphenoids aus. Es finden sich acht, in einer Reihe angeordnete Ektoturbinalien, in der in Textfigur 19 dargestellten Weise gelagert. Die Ethmoturbinalien sind mit zahlreichen sekundären Faltungen versehen, aber ihre Basallamellen sind außerordentlich schmal (vgl. Textfigur 19), und hieraus resultirt das stark verschmälerte Interorbitalseptum. Das Stirnbein wölbt sich über den obersten Ektoturbinalien hin, hebt sich aber bei Weitem nicht so hoch empor wie bei den Raubthieren (vgl. den Theil *s'—s''* der Nasenscheidewand bei den Raubthieren [Textfig. 6 und 18] und beim Seehund [Textfig. 19]).

Fig. 19.



Halichoerus grypus. Schnitt durch die linke Hälfte der Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel; die Knochenblätter der Ethmoturbinalien sind nicht gezeichnet. *s—s''* der oberste, sehr kurze Theil von der Nasenscheidewand, der vom Stirnbein gebildet wird.

Der Schädel enthält keine pneumatischen Räume.

Trichechus rosmarus. Schädel.

Otaria sp. Schädel.

Es finden sich keine pneumatischen Höhlen im Schädel.

Edentata.

Choloepus didactylus. Schädel.

Das Siebbein besitzt sieben Endoturbinalien mit sieben Riechwülsten, die am Sagittalschnitte einen beträchtlichen Theil der Nasenhöhle ausfüllen. Der erste Riechwulst zeichnet sich durch seine bedeutende Größe aus; der hinterste Theil ist einfach eingerollt, während der größere vorderste ein hohes Knochenblatt bildet, das, von der Nasenhöhlendecke herabhängend, einen großen Theil des Maxilloturbinale bedeckt. Im Körper des Präsphenoids findet sich eine

tiefe Aushöhlung, die nur theilweise vom sechsten und siebenten Riechwulst ausgefüllt wird.

Maxilloturbinale ist pneumatisch, und der in ihm eingeschlossene Raum kommunicirt mit der Nasenhöhle mittels einer kleinen ovalen Öffnung, die ungefähr an der Mitte des mittleren Nasenganges dicht oberhalb der Crista turbinalis inf. liegt (vgl. Textfig. 21). Durch diese Pneumatisation ist das Maxilloturbinale in eine hohe und breite knöcherne

Fig. 20.

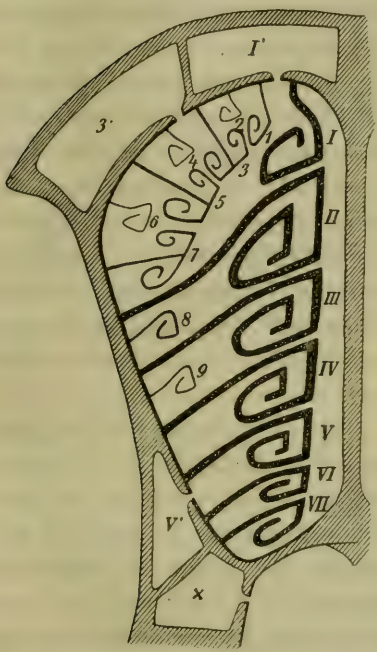


Fig. 21.

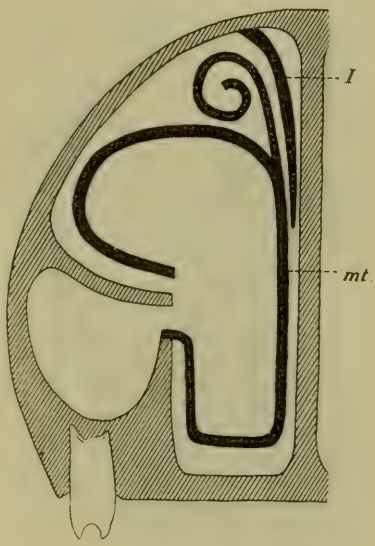


Fig. 20. *Choloepus didactylus*. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

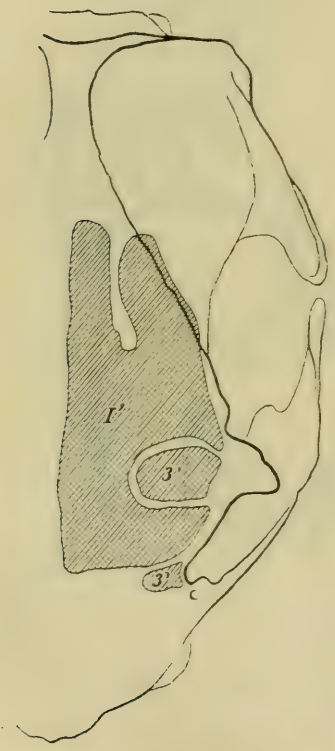
Fig. 21. *Choloepus didactylus*. Schematischer Querschnitt durch die Nasenhöhle, die Pneumatisation des Maxilloturbinale (*mt*) darstellend (vgl. den Text). *I* Nasoturbinale.

Kapsel umgeformt worden, von der nur eine kleine Partie am Sagittalschnitte zum Vorschein kommt, während ihr größter Theil sich zwischen Nasoturbinale und lateraler Nasenhöhlenwand bis an die Nasenhöhlendecke emporhebt, die laterale Wand der Nasenhöhle stark nach außen hervorwölbend; ganz nach vorn trägt die Kapsel ihrem oberen Rande entlang ein kurzes, aufwärts eingerolltes Blatt. Dicht unterhalb der Crista turbinalis inf. sendet die Höhle im Maxilloturbinale eine große Ausstülpung in den Körper des Oberkiefers hinein.

Es finden sich neun Ektoturbinalien, in der in Textfig. 20 dargestellten Weise angeordnet; die mediale Reihe enthält 1., 3., 5., 7., 8. und 9. Ektoturbinale.

Von der Regio olfactoria geht ein System von pneumatischen Höhlen aus, die namentlich im Fornix einen bedeutenden Umfang erreichen; das specielle Verhalten ist das folgende:

Fig. 22.



Choloepus didactylus. Linke Hälfte des Schädels von oben gesehen, mit Umriss der pneumatischen Höhlen (vgl. den Text).

Höhle *I'* (vgl. Textfig. 20 u. 22): In dem Zwischenraume zwischen den Basallamellen des ersten Endo- und ersten Ektoturbinale findet sich eine spaltförmige, ca. $^1/_2$ cm lange Öffnung, die in eine große, unregelmäßige Höhle hineinführt; sie breitet sich in dem größten Theil des Fornix aus, und ihre hinterste Grenze erreicht ungefähr die Querebene durch das Kiefergelenk. Das Verhalten der Höhle zu den Schädelknochen ließ sich nicht bestimmen, indem die Nähte schon verschmolzen waren.

Die viel kleinere Höhle *3'* liegt lateral von der Höhle *I'* im vorderen Theil des Fornix, sendet aber eine Verlängerung hervor, die sich unterhalb der Höhle *I'* nach vorn erstreckt und vor ihr die Oberfläche des Schädels (die hintere Partie des Gesichtstheils) wieder erreicht (vgl. die kleine, vordere Höhle *3'* in Textfigur 22). Die kurze, abgerundete Öffnung der Höhle *3'* liegt im Zwischenraume der Basallamellen des dritten und vierten Ektoturbinale.

Höhle *V'*: Im Körper des Präsphenoids hinter der Aushöhlung findet sich eine kleine Höhle, deren Öffnung zwischen den Basallamellen des fünften und sechsten Endoturbinale liegt; nach unten grenzt sie an eine vom Schlundkopf[1] entwickelte pneumatische Höhle.

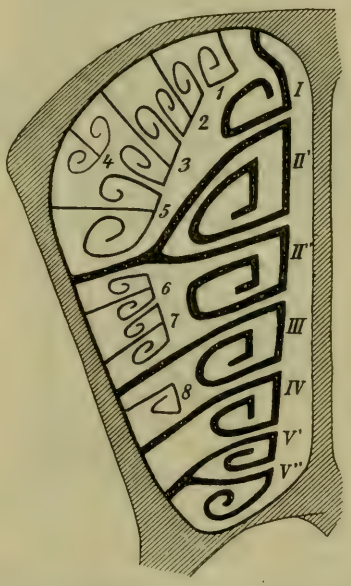
[1] Mit dem Namen Schlundkopf bezeichne ich den ungetheilten Raum, welcher hinter der Nasenscheidewand liegt und sich nach hinten über dem

An der lateralen Wand des Schlundkopfes ein wenig hinter dem Foramen spheno-palatinum findet sich eine ovale Öffnung, die in eine recht große Höhle (vgl. Textfig. 20 ×) im Pterygoid und im hintersten Theil des Körpers des Präsphenoids hineinführt; durch diese Pneumatisation bildet das Pterygoid eine große, knöcherne Blase.

Myrmecophaga jubata. Schädel.

Am sagittalen Schnitt nimmt das Siebbein nur einen sehr kleinen Theil der außerordentlich langen Nasenhöhle in Anspruch, während es der Quere nach einen sehr bedeutenden Umfang besitzt; die Basallamellen der Ethmoturbinalien sind sehr breit und mit zahlreichen sekundären Faltungen versehen.

Fig. 23.



Myrmecophaga jubata. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Es finden sich fünf Endoturbinalien mit sieben Riechwülsten, indem die Basallamellen des zweiten und fünften Endoturbinale sich jede in zwei Blätter spaltet (vgl. Textfig. 23). Der erste Riechwulst zeichnet sich durch seine außerordentlich große Länge aus, von welcher ungefähr die vorderen drei Viertel dem Marsupium nasale zugehören und ein niedriges, schwach gekrümmtes Knochenblatt bilden; der ethmoidale Theil des Nasoturbinale ist am Ursprung von der Siebplatte einfach eingerollt, während der Rest pneumatisch ist (s. unten). Der siebente Riechwulst und der hinterste Theil des sechsten füllen eine recht tiefe Aushöhlung im Körper des Präsphenoids aus. Es finden sich acht Ektoturbinalien, über deren Lage und Ordnung vgl. Textfig. 23.

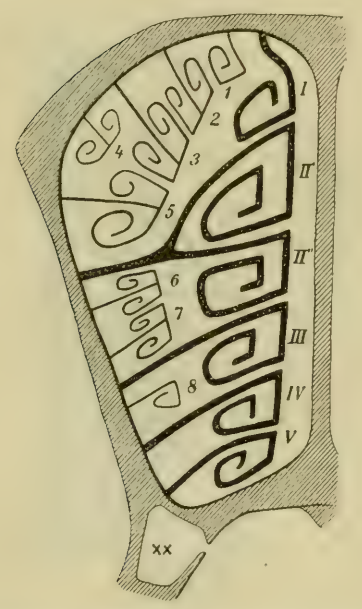
Im Vorderrande der Seitenplatte, oberhalb des Maxilloturbinale

---

weichen Gaumen bis zu den Eingängen der Speiseröhre und des Kehlkopfes erstreckt.

findet sich ein bogenförmiger Einschnitt, welcher die hintere Begrenzung einer spaltförmigen Öffnung bildet; sie führt in eine große und lange Höhle hinein, die sich durch den hintersten Theil des Oberkiefers erstreckt und sich theils aufwärts in den vorderen Theil des Stirnbeins theils nach hinten in das Thränen- und Gaumenbein verlängert, und die Seitenplatte des Siebbeins bildet hier den größten Theil der medialen Wand der Höhle. Vom Stirnbein breitet sich die Höhle ins Nasoturbinale hinein aus, das hierdurch ein hohes, in die Nasenhöhle sich stark hervorwölbendes Knochenblatt bildet, dessen hinterster Rand in einer kurzen Strecke frei ist und die Öffnung der Höhle nach vorn umrandet. Die Pneumatisation des Nasoturbinale ist wesentlich auf seinen ethmoidalen Theil beschränkt und erstreckt sich nur in den allerhintersten Theil des Marsupiums hinein.

Fig. 24.



Tamandua tetradactyla. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. ×× die vom Schlundkopf aus entwickelte pneumatische Höhle.

Tamandua tetradactyla.

Schädel.

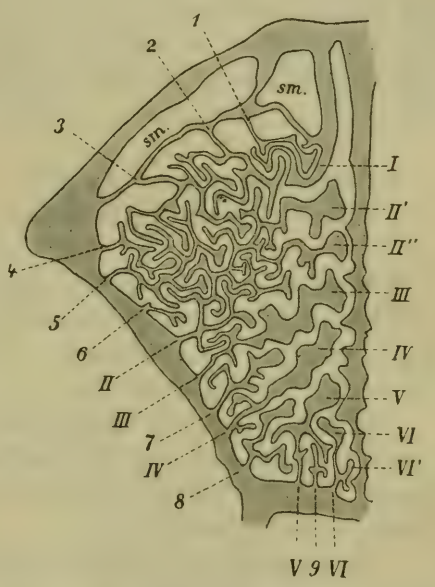
Das Siebbein hat fünf Endoturbinalien mit sechs Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter theilt; im Übrigen verhält es sich wesentlich wie das bei Myrmecophaga, nur dass die Ethmoturbinalien wenige sekundäre Faltungen besitzen (vgl. Taf. XXVIII Fig. 4).

Im hinteren Theil des Oberkiefers, im vorderen Theil des Stirnbeins, im Thränen- und Gaumenbein findet sich eine große Höhle, die in die Nasenhöhle am Vorderrande der Seitenplatte in ähnlicher Weise wie die Höhle bei Myrmecophaga einmündet (vgl. *sm* Taf. XXVIII Fig. 4); die Höhle verlängert sich ins Nasoturbinale hinein (vgl. Myrmecophaga). Nach hinten grenzt die Höhle an einen vom Schlundkopf entwickelten pneumatischen Raum.

Ungefähr in der Mitte der lateralen Wand des Schlundkopfes

findet sich eine kleine abgerundete Öffnung (vgl. × Taf. XXVIII Fig. 4), die in eine langgestreckte, niedrige Höhle im Pterygoid und Gaumenbein führt (×× in Textfig. 24 und Taf. XXVIII Fig. 4). Ich habe zwei Schädel von Tamandua untersucht, und in beiden war diese Höhle vorhanden; in dem einen Schädel fand sich noch eine vom Schlundkopf entspringende pneumatische Höhle, deren Öffnung an der lateralen Wand eine kurze Strecke vor der Öffnung der Höhle ×× lag; sie führte in eine kleine, im Gaumenbein und in der Orbitalplatte des Stirnbeins zwischen dem Raum im Oberkiefer und der Höhle ×× liegende Höhle hinein.

Fig. 25.



Dasypus villosus. Schnitt durch die rechte Hälfte der Nasenhöhle, ca. 1 mm vor der Siebplatte und ihr parallel. Die Knochenblätter der Ethmoturbinalien sind nicht dargestellt. *sm* Sinus maxillaris; die Höhle ist in zwei Abschnitte getheilt, die nach hinten (im Kopfe) verschmelzen; der mediale Abschnitt verlängert sich ins Nasoturbinale (*I*) hinein. Die Ethmoturbinalien sind mit zahlreichen sekundären Blättern versehen. (Siebenter und achter Riechwulst sind fehlerhaft mit *VI* und *VI'* statt mit *VI'* und *VI''* bezeichnet worden.)

Dasypus villosus.

Das Siebbein ist sehr umfangreich; am sagittalen Schnitte nimmt es zwar nur einen geringen Theil der ganzen Nasenhöhle in Anspruch, aber der sehr breiten Basallamellen und der außerordentlich zahlreichen sekundären und tertiären Faltungen wegen erreicht es in dem Querdurchmesser einen sehr ansehnlichen Umfang (vgl. Textfig. 25); durch diese mächtige Entwicklung des Siebbeins wird sowohl die bedeutende Breite des Interorbitalseptums als auch die starke Hervorwölbung des vorderen Theils des Stirnbeins hervorgebracht (bei Dasypus villosus ist dieses Hervorwölben bei Weitem nicht so beträchtlich wie z. B. bei Xenurus).

Es finden sich sechs Endoturbinalien mit acht Riechwülsten zufolge der Spaltung der Basallamellen des zweiten und sechsten Endoturbinale (vgl. Textfig. 25). Das Nasoturbinale verhält sich wesentlich wie das der Ameisenfresser; zweiter Riechwulst zeichnet sich durch

seine bedeutende Länge aus, während die übrigen Riechwülste alle klein, kurz und breit und, was die Form betrifft, denen der Echidna sehr ähnlich sind[1]. Der siebente und achte Riechwulst stecken in einer Vertiefung im Körper des Präsphenoids. Es finden sich neun Ektoturbinalien, über deren Lage vgl. Textfig. 25; die mediale Reihe enthält 1., 2., 3., 5., 7., 8. und 9. Ektoturbinale.

Am vorderen Rande der Seitenplatte findet sich eine kleine, schmale Öffnung, über deren Begrenzung vgl. die Ameisenfresser; sie führt in eine große, lange und breite Höhle im hinteren Theil des Oberkiefers, im Thränen-, Stirn- und Nasenbein ein; medialwärts verlängert sie sich ins Nasoturbinale hinein (vgl. Taf. XXVIII Fig. 5).

Dasypus sexcinctus. Schädel.

Verhält sich im Wesentlichen wie Dasypus villosus.

Xenurus duodecimcinctus. Schädel.

Das Siebbein ist außerordentlich umfangreich und die sekundären und tertiären Faltungen sind noch zahlreicher als bei den schon erwähnten Gürtelthieren.

Es finden sich acht Endoturbinalien mit neun Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter spaltet. Die Zahl der Ektoturbinalien ist (der Schonung des Materials wegen) nicht untersucht.

Im hintersten Theil des Oberkiefers, im Thränenbein, im vordersten Theil des Stirnbeins und im Nasoturbinale findet sich eine große aber schmale Höhle, über deren Öffnung vgl. Dasypus villosus. Die Höhle (namentlich ihr frontaler Theil) des Xenurus ist relativ bei Weitem nicht so umfangreich wie die des Dasypus; der vordere Theil des Stirnbeins bildet an jeder Seite der Mittellinie eine große, abgerundete Hervorwölbung, die ihre Größe ausschließlich der mächtigen Entfaltung des Siebbeins verdankt, während die pneumatische Höhle vor dieser Hervorwölbung liegt.

Dasypus novemcinctus. Schädel.

Die Zahl der Endoturbinalien und der Riechwülste verhält sich wie die des Xenurus.

---

[1] Vgl. Zuckerkandl (1, pag. 20), welcher diese Ähnlichkeit für Dasypus novemcinctus erwähnt.

Über die Höhle im Oberkiefer, Thränen-, Nasen- und Stirnbein vgl. Dasypus villosus.

Rodentia.

Lepus europaeus.

Lepus cuniculus.

Das Siebbein hat vier Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter spaltet (vgl. Textfig. 26). Der hintere Theil des Nasoturbinale ist einfach eingerollt, während der folgende Theil pneumatisch ist (vgl. Textfig. 26 und 27). Das hintere abgerundete Ende des ziemlich großen fünften Riechwulstes füllt eine Aushöhlung im Körper

Fig. 26.

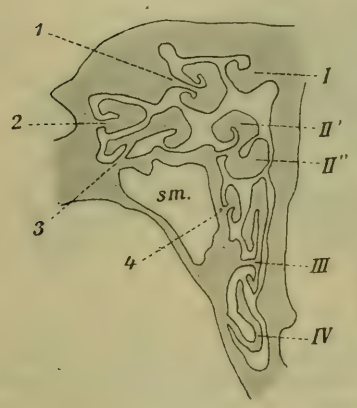


Fig. 27.

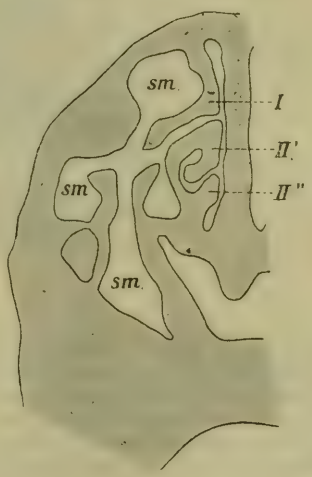


Fig. 26. *Kaninchen.* Schnitt durch die rechte Hälfte der Nasenhöhle, ca. 3 mm vor der Siebplatte und ihr parallel. *sm* Sinus maxillaris.

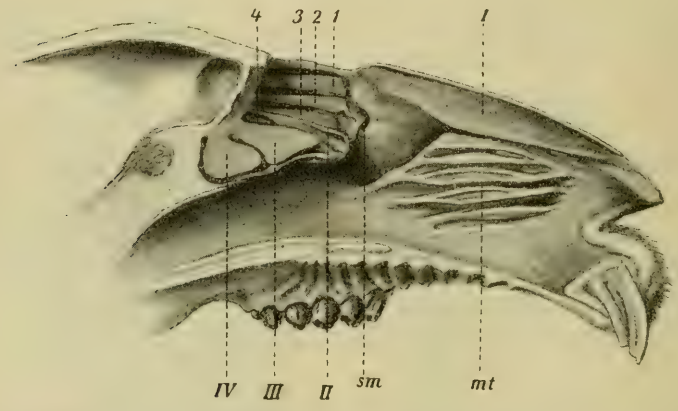
Fig. 27. Dasselbe. Schnitt durch die Nasenhöhle, ca. $1^1/_2$ cm vor dem vorhergehenden und ihm parallel. *sm* Sinus maxillaris, der sich nach oben ins Nasoturbinale verlängert (vom Boden der Höhle hebt sich ein Kamm empor, der sie in zwei Theile zerlegt, die nach hinten verschmelzen). Der Schnitt hat die Öffnung der Kieferhöhle getroffen.

des Präsphenoids aus. Es finden sich vier Ektoturbinalien, in der in Textfig. 26 dargestellten Weise gelagert.

Im vorderen Rande der Seitenplatte findet sich ein bogenförmiger Einschnitt, welcher den hinteren Umfang einer kleinen Öffnung bildet (*sm* Textfig. 28), die in eine große pneumatische Höhle im Oberkiefer und Thränenbein führt; im Oberkiefer breitet sie sich fast unter dem

ganzen durchlöcherten Theil aus; im hinteren Theil bildet die Seitenplatte des Siebbeins ihre mediale Wand. Nach vorn verlängert sich die Höhle ins Nasoturbinale hinein (vgl. *sm* Textfig. 27); sie breitet sich durch den größten Theil seiner ethmoidalen Partie und streckt sich ein wenig ins Marsupium hervor. Der auf dem Sagittalschnitte vom zweiten Riechwulst und vom Maxilloturbinale überlagerte, pneumatische Theil des Nasoturbinale hebt sich wie eine nach unten zugespitzte Hervorwölbung der lateralen Nasenhöhlenwand vor dem Vorderrande der Seitenplatte hervor und bildet den vorderen Umfang der Öffnung der pneumatischen Höhle.

Fig. 28.



Längsschnitt durch den Kopf eines Kaninchens. Die Nasenscheidewand, der hinterste Theil des Nasoturbinale (*I*), der oberhalb dessen liegende Theil des Stirnbeins, zweiter und dritter Riechwulst sind entfernt worden. *II* die Basallamelle des zweiten Endoturbinale. *III* und *IV* vierter und fünfter Riechwulst. *1—4* erstes bis viertes Ektoturbinale. Bei *sm* sieht man die Öffnung der Kieferhöhle, zwischen dem Vorderrande der Seitenplatte und dem pneumatischen Theil des Nasoturbinale liegend. Unterhalb des Nasoturbinale findet sich das stark gefaltete Maxilloturbinale (*mt*).

Sciurus vulgaris.

Das Siebbein verhält sich wesentlich wie das des Kaninchens. Im Oberkiefer, im Thränen- und Stirnbein und im Nasoturbinale findet sich eine große und tiefe Höhle; über die Lage ihrer Öffnung vgl. das Kaninchen.

Arctomys marmotta. Schädel.

Über die Endoturbinalien und die Riechwülste vgl. das Kaninchen. Der ethmoidale Theil des Nasoturbinale bildet einen seichten, abgerundeten Wall, während das Marsupium als ein großes, hohes,

eingerolltes Blatt vorhanden ist. Es findet sich nur ein Ektoturbinale, das zwischen zweitem und drittem Endoturbinale liegt.

Im hintersten Theil des Ober- und Zwischenkiefers, im Thränen- und Stirnbein findet sich eine große und tiefe Höhle, die sich in den ethmoidalen Theil des Nasoturbinale hinein verlängert. Über die Lage der Öffnung vgl. das Kaninchen.

Myoxus avellanarius.

Über die Zahl der Endoturbinalien und der Riechwülste vgl. das Kaninchen. Es finden sich drei Ektoturbinalien; erstes und zweites liegen zwischen erstem und zweitem Endoturbinale, drittes zwischen zweitem und drittem.

Im Oberkiefer findet sich ein kleiner pneumatischer Raum; die Öffnung vgl. das Kaninchen.

Mus decumanus.

Über die Zahl der Endoturbinalien und der Riechwülste vgl. das Kaninchen. Es finden sich zwei Ektoturbinalien, das erste zwischen erstem und zweitem Endoturbinale liegend, das zweite zwischen zweitem und drittem.

Im Oberkiefer findet sich eine hohe, aber schmale und kurze Höhle, die sich nach vorn ins Marsupium eine kurze Strecke verlängert. Über die Öffnung vgl. das Kaninchen.

Mus musculus.

Verhält sich im Wesentlichen wie die Hausratte, nur ist die pneumatische Höhle sehr klein.

Arvicola glareola.

Verhält sich im Wesentlichen wie die Hausmaus.

Arvicola agrestis.

Das Siebbein verhält sich wesentlich wie das der Arvicola glareola.

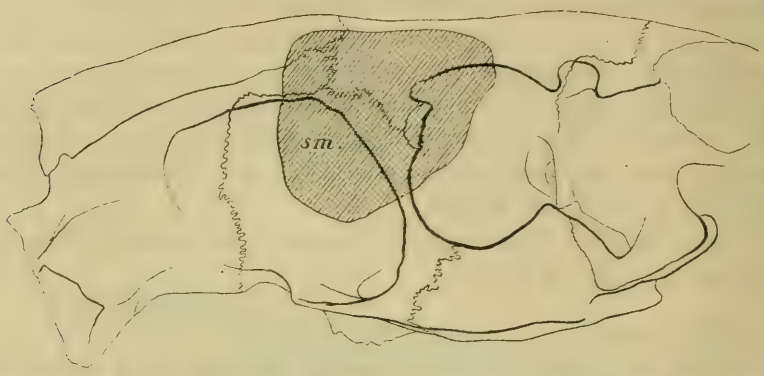
Die pneumatische Höhle fehlt.

Myopotamus coypu.

Vier Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten. Es findet sich nur ein Ektoturbinale, das zwischen zweitem und drittem Endoturbinale liegt. Die Aushöhlung im Körper des Präsphenoids ist sehr tief und wird nur theilweise vom fünften Riechwulst ausgefüllt.

Im Oberkiefer, im Thränenbein, in den hinteren Theilen des Zwischenkiefers und des Nasenbeins und im Stirnbein findet sich eine große und tiefe Höhle (*sm* Textfig. 29), die sich medialwärts im

Fig. 29.



Myopotamus coypu. Der Schädel von der linken Seite gesehen, mit Umriss von der Kieferhöhle (*sm*).

hinteren Theil des Nasoturbinale ausbreitet; der freie Randtheil des Nasoturbinale, welcher den vorderen Umfang der Öffnung bildet, rollt sich ein wenig in die Höhle ein.

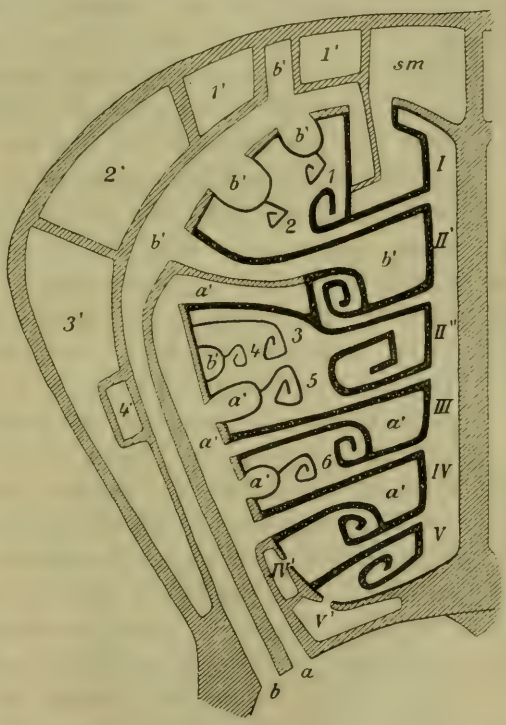
Hystrix cristata (jüngeres Exemplar mit vollständigem, bleibenden Gebiss)[1].

Das Siebbein besitzt fünf Endoturbinalien mit sechs Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter spaltet. Erster Riechwulst ist am Ursprung sehr schmal, nimmt aber an Höhe plötzlich bedeutend zu und streckt sich als ein großer, gleichmäßig gewölbter Wall durch die Nasenhöhle hervor (vgl. Taf. XXIX Fig. 6), den größten Theil des Maxilloturbinale bedeckend, so dass am Sagittalschnitte nur der allervorderste Theil desselben als ein schmaler Kamm zum Vorschein kommt, während das Maxilloturbinale nach hinten ein hohes Blatt bildet, das sich zwischen Nasoturbinale und lateraler Nasenhöhlenwand hoch emporhebt. Die übrigen Riechwülste sind kurz und abgerundet, und der schmale sechste Riechwulst steckt in einer seichten Vertiefung an der Vorderfläche des Keilbeinkörpers. Es finden sich sechs Ekto-

[1] Der hintere Theil des Kopfes, hinter einer Querebene durch den äußeren Gehörgang, war abgesägt.

turbinalien, über deren Lage und Ordnung vgl. Textfig. 30. Die Ethmoturbinalien sind nur theilweise (vgl. dritten Riechwulst, fünftes Endoturbinale und drittes Ektoturbinale in der Textfig. 30) typisch geformt, während die meisten ihre Größe und Form durch eine Pneumatisation erreicht haben, indem die in den Schädelknochen liegenden pneumatischen Höhlen Verlängerungen in die Basallamellen einsenden; die Basallamellen bilden hohe, mit breiter Basis an der Seitenplatte angeheftete Wälle, die nur ganz nach hinten am Ursprung von der Siebplatte mit einem kurzen, eingerollten Blatte versehen sind.

Fig. 30.



Hystrix cristata. Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel. *sm* Sinus maxillaris. *a* und *b* die Öffnungen zweier vom Schlundkopf aus entwickelten pneumatischen Höhlen, *a'* und *b'* (vgl. den Text). Die Einmündungen der Höhlen *1'*, *1'*, *2'*, *3'* und *4'* sind der Deutlichkeit wegen ausgelassen (vgl. den Text).

Der Schädel der Hystrix zeichnet sich bekanntlich durch seine enorme Pneumaticität aus, die dem Exterieur ein ganz besonderes Gepräge verleiht. Von der Regio olfactoria geht ein System von pneumatischen Räumen, durch Ausstülpungen der Schleimhaut zwischen den Basallamellen entwickelt hervor, und in diesen Zwischenräumen liegen die spaltförmigen, $^1/_2$—1 cm langen Öffnungen der Höhlen; die topographischen Verhältnisse werden aber im höchsten Maße dadurch komplicirt, dass vom Schlundkopf aus einige Höhlen entwickelt werden, die sich in der unregelmäßigsten Weise zwischen den dem Systeme angehörigen Höhlen einschieben.

Die Höhlen des Systems betreffend (vgl. Textfig. 30), umgeben sie die Ethmoidalregion von allen Seiten her; *I'* und *1'* bilden ein Paar große, unregelmäßige Höhlen, die sich im Fornix (Stirn- und Scheitelbein) ausbreiten, die Höhle *1'* sich außerdem nach unten ins Schläfenbein bis ungefähr zur Wurzel des Processus zygomaticus herab verlängernd, während die Höhlen *2'*, *3'* und *4'*, von denen *4'* nur eine ganz kleine, von der Höhle *3'* überlagerte Tasche bildet, sich in der Seitenwand des Schädels (Orbitalplatte des Stirnbeins, Ala parva, Schläfenbein und unterstem Theil des Scheitelbeins) ausbreiten; *IV'* bildet eine tiefe, unregelmäßige Höhle im hinteren Theil des Oberkiefers und im Gaumenbein (vgl. Taf. XXIX Fig. 7), und die große Höhle *V'* liegt in den Körpern des Prä- und Basisphenoids (vgl. Taf. XXIX Fig. 6 und 7).

Im Vorderrande der Seitenplatte, dicht unterhalb des Nasoturbinale, findet sich ein bogenförmiger Einschnitt, welcher die hintere Begrenzung einer ovalen Öffnung bildet, die in eine große Höhle in der hinteren Hälfte des Nasenbeins führt; nach hinten grenzt sie an die Höhle *I'* und medialwärts verlängert sie sich ins Nasoturbinale hinein, in demselben einen großen und langen Raum bildend (vgl. Taf. XXIX Fig. 7 und Textfig. 30 *sm*).

An der Grenze zwischen lateraler und oberer Wand des Schlundkopfes, dicht unterhalb der Lamina transversalis, finden sich zwei kleine, ovale Öffnungen; die vordere liegt gerade gegenüber der Stelle, wo das Septum sich mit der Lamina transversalis verbindet (*a* Taf. XXIX Fig. 6), während die hintere (*b* Taf. XXIX Fig. 6) ungefähr unterhalb des vorderen Endes des dritten Riechwulstes liegt. Diese Öffnungen führen in ein Paar außerordentlich unregelmäßige Höhlen hinein, die sich folgendermaßen verhalten:

Höhle *a'* (vgl. Textfig. 30): Durch die vordere Öffnung (*a*) gelangt man in einen schmalen, langgestreckten Raum in die Lamina transversalis, von welchem Verlängerungen hervorgehen, die sich in zweites, drittes und viertes Endoturbinale (vgl. Taf. XXIX Fig. 7) und in fünftes und sechstes Ektoturbinale hinein erstrecken; die von der Höhle *a'* ausgehende Pneumatisation des zweiten Endoturbinale ist auf die Basallamelle beschränkt, während der Rest des Endoturbinale durch Höhle *b'* pneumatisirt wird. Unterhalb des zweiten Endoturbinale breitet sich die Höhle in der Seitenwand des Schädels zu einem großen, hohen aber schmalen Raum aus, welcher die Oberfläche des Schädels nicht erreicht, indem er von der Höhle *2'* vollständig überlagert wird.

Höhle *b'* (vgl. Textfig. 30). Die hinterste Öffnung (*b*) führt in eine große und unregelmäßige Höhle hinein; ihr schmaler, röhrenförmiger Anfangstheil windet sich um die Höhle *a'* umher und breitet sich oberhalb derselben zu einem großen, unregelmäßigen, schmalen Raum im Stirnbein aus, welcher Verlängerungen hervorsendet, die sich in erstes, zweites und viertes Ektoturbinale und in erstes und zweites Endoturbinale hinein erstrecken (in der Taf. XXIX Fig. 7 ist eine Sonde durch die Öffnung in die Verlängerung im zweiten Endoturbinale hinauf geführt); die Verlängerung im Nasoturbinale nimmt nur den allerhintersten Theil desselben ein und grenzt nach vorn an die von der Höhle *sm* (vgl. Textfig. 30) kommende Verlängerung. Der frontale Theil der Höhle erreicht nur in kurzer Strecke die Oberfläche des Schädels (den hinteren Theil des Stirnbeins und den vorderen Theil des Scheitelbeins), indem er sich zwischen den Höhlen *I'*, *1'* und *2'* hinaufschiebt, während der übrige Theil desselben von diesen Höhlen überlagert wird.

Dicht unterhalb der Choane findet sich eine große, abgerundete Öffnung (vgl. Taf. XXIX Fig. 6 und 7 *c*), die in eine sehr umfangreiche, eigenthümlich gestaltete Höhle hineinführt. Der Anfangstheil der Höhle bildet einen schmalen Gang, welcher in einem großen, nach vorn konvexen Bogen eine flache, zirkelrunde Erhöhung umkreisend, läuft (× Taf. XXIX Fig. 6) und in einen niedrigen Raum in derselben hineinführt; die Höhle verlängert sich aber theils nach unten und hinten in die Gaumenfläche hinein, in welcher sie einen langgestreckten, unregelmäßigen Raum bildet, theils lateralwärts, indem sie sich zu einem mächtigen Raum entfaltet, der den größten Theil des Oberkiefers und den obersten Theil des Zwischenkiefers einnimmt, nach hinten an die Höhlen *I'*, *2'* und *b'* angrenzend. Der Ductus naso-lacrymalis läuft an der medialen Wand der Höhle.

Die pneumatischen Räume in dem untersuchten Schädel waren alle vollständig von einander getrennt; es fanden sich keine Verbindungsöffnungen in den schleimhautbekleideten Scheidewänden.

Coelogenys paca.

Es finden sich vier Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten (vgl. das Kaninchen) und fünf Ektoturbinalien, von denen erstes bis viertes zwischen erstem und zweitem Endoturbinale liegen, fünftes zwischen zweitem und drittem.

Im vorderen Theil des Stirnbeins, oberen Theil des Oberkiefers

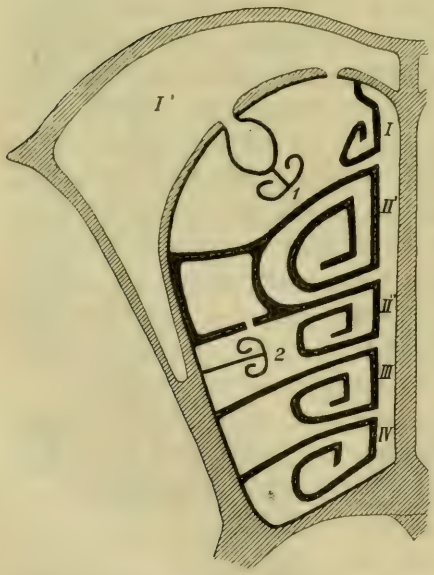
und in ca. hinterer Hälfte des Nasoturbinale findet sich eine kurze aber tiefe Höhle; über die Lage ihrer Öffnung vgl. das Kaninchen.

Cavia cobaya.

Es finden sich vier Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten (vgl. Coelogenys) und drei Ektoturbinalien; erstes und zweites Ektoturbinale liegen zwischen erstem und zweitem Endoturbinale, drittes zwischen zweitem und drittem. Der ethmoidale Theil des Nasoturbinale ist stark reducirt und bildet nur einen ganz niedrigen Wall.

Im oberen Theil des Ober- und Zwischenkiefers, im Thränenbein und im vorderen Theil des Stirnbeins findet sich eine kleine Höhle, die sich in den hinteren Theil des Marsupiums verlängert; über die Lage ihrer Öffnung vgl. das Kaninchen.

Fig. 31. Fig. 32.



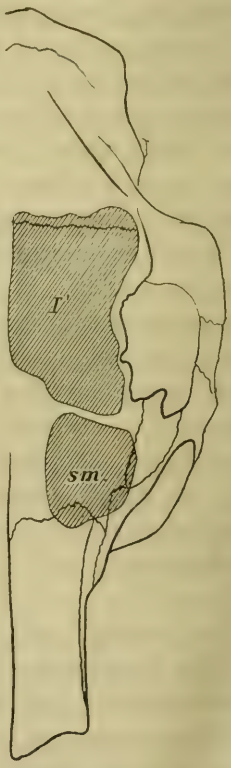


Fig. 31. *Hydrochoerus capybara.* Schematischer Schnitt durch die Nasenhöhle, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel.

Fig. 32. *Hydrochoerus capybara.* Linke Hälfte des Schädels, von oben gesehen mit Umriss der pneumatischen Höhlen.

Hydrochoerus capybara. Schädel.

Es finden sich vier Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten; die gemeinsame Basallamelle des zweiten und dritten Riechwulstes ist pneumatisch und bildet eine große, dünnwandige Knochenblase, deren Binnenraum mittels einer ovalen, ca. 4 mm langen, an der unteren (medialen) Fläche der Basallamelle liegenden Öffnung mit der Nasenhöhle kommunicirt. Es finden sich zwei Ektoturbinalien, das erste zwischen erstem und zweitem Endoturbinale liegend, das zweite zwischen zweitem und drittem.

Im Schädel finden sich zwei pneumatische Höhlen:

Höhle *I'* (vgl. Textfig. 31 und 32). Im Stirnbein und im allervordersten Theil des Scheitelbeins findet sich ein großer und tiefer pneumatischer Raum, dessen kurze, abgerundete Öffnung zwischen den Basallamellen des ersten Endo- und des ersten Ektoturbinale liegt; der Raum verlängert sich in die Basallamelle des ersten Ektoturbinale hinein, die dadurch zu einem breiten, an seiner medialen Fläche mit einem kleinen, eingerollten Blatte versehenen Wall umgebildet wird.

Am vorderen Rande der Seitenplatte findet sich eine spaltförmige Öffnung, in ähnlicher Weise wie die des Kaninchens begrenzt; sie führt in eine große Höhle hinein (*sm* Textfig. 32), die vor der Höhle *I'* im Stirn- und Thränenbein liegt und sich ganz wenig in den Oberkiefer und das Nasenbein verlängert; medialwärts breitet sich die Höhle in ca. hintere Hälfte des Nasoturbinale ein.

Prosimiae.

Lemur macaco.

Lemur sp.

Das Siebbein besitzt vier Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter spaltet, von denen jedes einen Riechwulst bildet (vgl. die Endoturbinalien in der Textfig. 1). Erster Riechwulst bildet einen schmalen, niedrigen Wall, aber bei Entfernung des sehr großen zweiten Riechwulstes, welcher seine bedeutende Größe durch Hervorstülpung des Randtheiles der Basallamelle erreicht hat, zeigt das Nasoturbinale sich als eine große, abgerundete, nach unten zugespitzte Hervorwölbung der lateralen Nasenhöhlenwand, vor dem Vorderrande der Seitenplatte liegend, und nur sein allerhinterster Theil ist einfach eingerollt. Im Körper des Präsphenoids findet sich

ein großer, langgestreckter Raum, dessen vorderer Theil vom fünften Riechwulst ausgefüllt wird, während der größere, hintere Theil leer ist; nach vorn geht der Raum unmittelbar in die Nasenhöhle über. Es finden sich zwei sehr kleine, kurze und einfach eingerollte Ektoturbinalien[1]; erstes liegt zwischen erstem und zweitem Endoturbinale, zweites zwischen zweitem und drittem. Den Ethmoturbinalien fehlen vollständig sekundäre Faltungen.

In dem Zwischenraume zwischen den Basallamellen des ersten Endo- und des ersten Ektoturbinale findet sich eine kleine, ovale, kaum 2 mm lange Öffnung, die in eine große unregelmäßige Höhle (*I'*) im vordersten Theil des Stirnbeins führt; sie erstreckt sich ein wenig hinter die Querebene durch die Wurzel des Processus orbitalis des Stirnbeins und verlängert sich nach vorn in den hinteren Theil des Nasoturbinale hinein.

Am Vorderrande der Seitenplatte findet sich eine kleine ovale Öffnung, nach hinten vom Rande der Seitenplatte, nach vorn von der Verlängerung des Nasoturbinale begrenzt; sie bildet den Eingang einer großen Höhle im Oberkiefer, Thränenbein und im vordersten Theil des Stirnbeins, nach hinten an die Höhle *I'* grenzend; medialwärts breitet sie sich ins Nasoturbinale hinein, nach hinten an die von der Höhle *I'* kommende Verlängerung grenzend.

Otolicnus agisymbanus.

Das Siebbein verhält sich im Wesentlichen wie das des Lemurs. Das hintere Drittel des Nasoturbinale ist einfach eingerollt, aber die Einrollung besitzt einen so großen Umfang, dass die Regio olfactoria eine hohe Tasche im Nasentheile des Stirnbeins bildet, welche vollständig von der Einrollung des Nasoturbinale ausgefüllt wird; im Übrigen verhält sich das Nasoturbinale wie bei Lemur. Das hintere Ende des fünften Riechwulstes füllt ungefähr die vordere Hälfte der Aushöhlung im Körper des Präsphenoids aus.

---

[1] In der Stirnhöhle bei Lemur catta hat Seydel (2, pag. 18) »zwei unbedeutende, leistenförmige Erhebungen« gefunden, »die hinten an der Siebplatte beginnen, schräg nach vorn verlaufen und allmählich verstreichen, ohne die Sammelleiste zu erreichen«, und er fasst diese Bildungen als rudimentäre Ektoturbinalien auf. Ganz davon abgesehen, dass die Lage in der Stirnhöhle wider diese Auffassung spricht, will ich nur hinzufügen, dass die pneumatische Höhle im Stirnbein bei den von mir untersuchten Lemur-Arten vollständig »leer« war, d. h. es fanden sich keine Bildungen, die als rudimentäre Ektoturbinalien aufgefasst werden konnten.

Im hinteren Theil des Oberkiefers, im Thränenbein und im Nasoturbinale findet sich eine kleine Höhle, die in die Nasenhöhle am Vorderrande der Seitenplatte einmündet, vgl. Lemur.

Stenops gracilis.

Die Endoturbinalien und die Riechwülste verhalten sich im Wesentlichen wie die des Otolicnus, nur hebt sich die Hervorwölbung des Nasoturbinale bei Weitem nicht so stark empor wie bei diesem, und fünfter Riechwulst füllt den Raum im Körper des Präsphenoids vollständig aus. Es finden sich zwei in derselben Weise wie bei Lemur gelagerte Ektoturbinalien, aber die bei Stenops bilden nur ein Paar schmale, niedrige Kämme, denen eine Einrollung vollständig fehlt.

Es findet sich nur ein pneumatischer Raum[1]; er bildet eine sehr kleine Höhle im hinteren Theil des Oberkiefers, im Thränenbein und im Nasoturbinale; über die Lage der Öffnung vgl. Lemur.

Primates.

A. Platyrrhinae.

Hapale sp.

Die Nasenhöhle ist hoch, aber kurz und sehr schmal (namentlich im obersten Theile). Die Lamina cribrosa ist kurz, schmal und liegt horizontal; die vordere schmale und hohe Fläche des Keilbeinkörpers bildet die hintere Abgrenzung der Regio olfactoria.

Es finden sich drei Endoturbinalien, die von der Sieb- und Seitenplatte entspringen und sich in die Nasenhöhle als eine Reihe von sagittal gelagerten, dachziegelförmig angeordneten Platten, denen eine Einrollung vollständig fehlt, hinab erstrecken. Erstes Endoturbinale (Nasoturbinale) bildet am sagittalen Schnitte eine schmale, an der Nasenhöhlendecke (dem Processus nasalis des Stirnbeins) in gewöhnlicher Weise angeheftete Platte, aber nach Entfernung des zweiten Endoturbinale zeigt es sich als eine große, dreieckige Platte (Basis ist die an der Nasenhöhlendecke angeheftete Linie), deren hinterster Rand sich dem Vorderrande der Seitenplatte entlang hinab anheftet und dann an die laterale Nasenhöhlenwand übergeht, an

[1] Seydel hat bei Stenops gracilis (2, pag. 22) eine sehr kleine Stirnbeinhöhle gefunden, verwechselt aber sicher die vom Nasoturbinale ausgefüllte Tasche im Stirnbein mit einem pneumatischen Raum.

welcher er in eine lange schmale Leiste ausläuft. Zweites Endoturbinale ist das größte und bildet eine große dreieckige Platte, deren vordere-untere Spitze sich zwischen Naso- und Maxilloturbinale nach vorn erstreckt, während ihre hintere Spitze bis unterhalb des unteren-vorderen Winkels des Keilbeinkörpers reicht. Drittes Endoturbinale bildet eine kleine, nach vorn abgerundete Platte. Zwischen den Basallamellen des zweiten und dritten Endoturbinale findet sich ein kleiner, schmaler Kamm, der von der Siebplatte an der Seitenplatte nach unten verläuft, am unteren Ende des dritten Endoturbinale allmählich verstreichend; dieser Kamm bildet ein rudimentäres Ektoturbinale.

Zwischen dem Vorderrande der Seitenplatte und der Verlängerung des Nasoturbinale, an der Stelle wo diese Verlängerung von der Seitenplatte an die laterale Nasenhöhlenwand übergeht, findet sich eine kleine ovale Öffnung, die in eine kleine Höhle im hinteren-oberen Theil des Körpers des Oberkiefers hinein führt.

Cebus sp.

Die Nasenhöhle und das Siebbein verhalten sich wesentlich wie bei Hapale, nur dass der untere Rand des zweiten Endoturbinale ein wenig eingerollt ist, und dass das rudimentäre Ektoturbinale fehlt.

Im Oberkiefer und im Thränenbein findet sich eine große Höhle, deren Öffnung zwischen dem Vorderrande der Seitenplatte und der Verlängerung des Nasoturbinale in ähnlicher Weise wie die bei Hapale gelagert ist.

Zwischen dem Septum und der Nasenhöhlendecke (ungefähr am vorderen Rande des dritten Endoturbinale) findet sich eine kleine, schmale Öffnung, die in eine breite aber ziemlich niedrige Höhle im vorderen Theile des Stirnbeins (der Partie über dem Arcus superciliaris) hinein führt.

Am hintersten-untersten Ende des dritten Endoturbinale findet sich eine kleine runde Öffnung einer im Körper des Präsphenoids liegenden Höhle; ihre untere Wand und der untere Theil ihrer vorderen Wand werden von einer dünnen, querliegenden, nach vorn aufwärts gekrümmten Knochenplatte (Lamina transversalis) gebildet, deren oberer Rand die Öffnung nach unten umrandet. Die Höhle ist sehr asymmetrisch, indem die linke Höhle sich eine bedeutende Strecke in die rechte Hälfte des Keilbeinkörpers hinein verlängert und die rechte Höhle im entsprechenden Maße verkleinert.

B. Catarrhinae.

Cercopithecus radiatus.

Cercopithecus cynomolgus ♂ sen.

Die Nasenhöhle ist sehr hoch und in ihrem obersten Theil sehr schmal; der Körper des Präsphenoids ist hoch und von beiden Seiten stark zusammengedrückt. Die Siebplatte fehlt, und an ihrer Stelle findet sich nur ein Loch[1] zwischen den beiden Stirnbeinen.

Das Siebbein besitzt zwei Endoturbinalien. Am Sagittalschnitte sieht man eine Platte, die sich von der Siebplatte und der Nasenhöhlendecke sagittal in die Nasenhöhle hinab erstreckt und sich ziemlich weit unterhalb ihres Ursprunges von der Nasenhöhlendecke in zwei Partien theilt; die vordere, erstes Endoturbinale, Nasoturbinale, bildet einen seichten, abgerundeten Wall, welcher sich am Processus nasalis des Oberkiefers der oberen Wand der Nasenhöhle parallel nach vorn erstreckt, während der hintere Theil, zweites Endoturbinale, eine große Platte bildet, die sich zungenförmig zwischen Naso- und Maxilloturbinale nach vorn verlängert. Nach Entfernung des zweiten Endoturbinale zeigt das Nasoturbinale sich als eine große dreieckige Platte, an der lateralen Nasenhöhlenwand dicht angelagert, und nur die nach unten und hinten gerichtete Spitze des Dreiecks hebt sich frei hervor.

Zwischen dem hinteren Rande dieser Spitze und dem vorderen Rande der Seitenplatte findet sich eine kleine ovale Öffnung, die den Eingang einer großen Höhle im hintersten Theil des Oberkiefers bildet.

Cynocephalus anubis ♂ sen.

Die Nasenhöhle verhält sich wesentlich wie die des Cercopithecus. Die Siebplatte ist sehr kurz, schmal und liegt horizontal.

Es finden sich vier plattenförmige, sagittal gelagerte Endoturbinalien, die von einer gemeinsamen von der Siebplatte kommenden Platte entspringen. Drittes und viertes Endoturbinale bilden ein Paar kleine, halbmondförmige Platten. Erstes und zweites Endoturbinale verhalten sich wesentlich wie die des Cercopithecus; die zungenförmige Verlängerung des zweiten Endoturbinale ist lang.

---

[1] Bei einem Cercopithecus cynomolgus fand sich dieses Loch mit einer »fibrösen« Siebplatte ausgefüllt; sie bildete eine dicke, aus dicht zusammengeflochtenen Bindegewebsfasern bestehende Platte, die mit mehreren Löchern zum Durchtritt für die vom Lobus olfactorius entspringenden Nerven versehen war.

Im Oberkiefer findet sich eine ziemlich kleine Höhle, die sich an der entsprechenden Stelle der Nasenhöhlenwand wie die Höhle des Cercopithecus öffnet.

Cynocephalus leucophaeus.
Cynocephalus hamadryas.

Es finden sich drei Endoturbinalien, die sich wie erstes, zweites, und drittes Endoturbinale des Cynocephalus anubis verhalten; im Übrigen vgl. denselben.

Semnopithecus entellus (jüngeres Exemplar; m_1 im Durchbruch).

Die Siebplatte fehlt; es findet sich nur ein von den Stirnbeinen umschlossenes Loch.

Das Siebbein besitzt zwei Endoturbinalien. Am Sagittalschnitte kommt nur zweites Endoturbinale zum Vorschein, eine große dreieckige Platte bildend, die sich von der Nasenhöhlendecke sagittal hinab erstreckt. Nach Entfernung dieses Endoturbinale findet man einen kleinen, abgerundeten Wall, der sich vom Olfactoriusloche, wo er mit dem Ursprung des zweiten Endoturbinale zusammenhängt, in einem nach vorn konvexen Bogen dem Vorderrande der Seitenplatte entlang nach unten erstreckt; dieser Wall ist das rudimentäre Nasoturbinale.

Es findet sich kein pneumatischer Raum.

Hylobates lar.

Es finden sich vier Endoturbinalien[1], die von einer gemeinsamen, sagittal gelagerten Platte entspringen, welche oben von der horizontal liegenden Siebplatte ausgeht. Bezüglich der Form und des Lageverhältnisses sind zweites bis viertes Endoturbinale den Muscheln des Menschen (Concha media, superior, suprema) sehr ähnlich, während das Nasoturbinale am Sagittalschnitte einen niedrigen aber scharf markirten Wall bildet, der, vom vorderen Theil der gemeinsamen Ursprungsplatte entspringend, unterhalb des Nasenrückens und ihm parallel nach vorn und unten verläuft, an dem Processus nasalis des Oberkiefers angeheftet, und beinahe die Apertura pyriformis erreicht; von diesem Wall geht eine kurze, schmale Verlängerung hervor, die

[1] Nach Seydel (2, pag. 38) finden sich bei Hylobates nur drei Endoturbinalien, während Zuckerkandl (1, pag. 69) bei einem Exemplar (Hylobates concolor) drei, bei einem anderen vier Endoturbinalien gefunden hat.

als eine niedrige Leiste, vom zweiten Endoturbinale bedeckt, dem Vorderrande der Seitenplatte entlang nach unten und hinten verläuft und in einer kleinen Spitze endigt, die sich vom Rande der Seitenplatte frei hervorhebt.

Eine kurze Strecke unterhalb dieser Spitze findet sich eine schmale, ovale Öffnung, nach hinten und nach oben vom Vorderrande der Seitenplatte, nach unten von der Fußplatte des Maxilloturbinale begrenzt; sie bildet den Eingang einer großen aber ziemlich niedrigen Höhle im Oberkiefer.

Am hintersten-untersten Ende des vierten Endoturbinale findet sich eine kleine, abgerundete Öffnung, die in eine große Höhle im Keilbeinkörper führt; die unterste Wand und der untere Theil der vorderen Wand der Höhle wird von einer dünnen, dreieckigen Platte gebildet, deren oberen Rand die Öffnung nach unten abgrenzt.

Orang-Utang (jüngeres Exemplar; m_1 durchgebrochen).

Es finden sich drei Endoturbinalien[1]; zweites Endoturbinale zeichnet sich durch seine bedeutende Größe aus und verlängert sich zungenförmig zwischen Naso- und Maxilloturbinale hervor. Im Übrigen verhalten sich die Endoturbinalien wesentlich wie erstes bis drittes Endoturbinale bei Hylobates.

Zwischen der Spitze der Verlängerung des Nasoturbinale und dem Vorderrande der Seitenplatte findet sich eine abgerundete Öffnung, die in eine sehr große und unregelmäßige Höhle führt; sie breitet sich im ganzen Körper des Oberkiefers aus und verlängert sich nach oben durch die mediale Orbitalwand (das Interorbitalseptum erreicht hierdurch seine bedeutende Breite) in das Präsphenoid hinein, in dessen Körper sie sich zu einem großen Raum entfaltet.

In dem untersuchten Kopfe fanden sich keine anderen pneumatischen Höhlen, von der Nasenhöhle entspringend[2].

---

[1] Zuckerkandl (1, pag. 69) hat nur zwei Endoturbinalien gefunden, Seydel (2, pag. 40) bei einem jungen Orang drei und bei zwei älteren zwei Endoturbinalien.

[2] Während die erwähnte pneumatische Höhle den ganzen Körper des Präsphenoids in Anspruch nahm, haben sowohl Zuckerkandl (1, pag. 69) als Seydel (2, pag. 41) einen »Sinus sphenoidalis« gefunden, der in die Nasenhöhle durch eine runde Öffnung an der Vorderfläche des Präsphenoids einmündet (vgl. Hylobates), aber dieser »Sinus« zeigt bedeutende Variationen. Seydel hat bei einem jungen Orang links eine kleine Höhle gefunden, während der rechte Sinus »nur als eine leichte Grube in der vorderen Keilbeinfläche angedeutet« war; bei einem beinahe erwachsenen Exemplar fand »sich nur links

C. Mensch.

Das Siebbein besitzt zwei bis vier Conchae[1], nach Zuckerkandl als Concha ethmoidalis inferior, media, superior und suprema bezeichnet. Drei Conchae finden sich am häufigsten (80 %)[2], während Concha suprema nur in ganz einzelnen Fällen vorhanden ist.

Bei Embryonen und Kindern finden sich drei oder vier Conchae viel häufiger, zwei dagegen viel seltener als beim erwachsenen Menschen, ein Verhalten, welches dadurch erklärt werden muss, dass das Siebbein während seiner Ausformung zum bleibenden Zustande einer Reduktion unterworfen ist, aber da diese Reduktion verschiedene Conchae betreffen kann, ist es beim erwachsenen Menschen oft sehr schwierig zu entscheiden, welche von den ursprünglichen vier Conchis zurückgeblieben sind[3].

Zum Siebbein gehören noch Agger nasi mit dem Processus uncinatus und Bulla ethmoidalis.

In Bezug auf den Agger und den Proc. uncinatus wollen wir hier nur erwähnen, dass diese Bildungen beim Embryo sich, ihre Form betreffend, an das Nasoturbinale der antropomorphen Affen sehr eng anschließen, nur dass Agger selbst kaum so scharf angedeutet ist wie bei diesen[4]; im Übrigen verweise ich auf die verschiedenen Handbücher und die speciellen Arbeiten (vgl. das Litteraturverzeichnis).

Zuckerkandl fasst die Bulla ethmoidalis ihrer Lage zwischen Proc. uncinatus und Concha ethmoidalis inf. nach als ein rudimentäres Ektoturbinale auf; der endgültige Beweis dafür wird erst durch die Entwicklung geliefert, indem Bulla bei einem ca. vier Monate alten Embryo sich als ein kleiner Kamm zeigte, der, nach oben mit der gemeinsamen Ursprungsplatte der Muscheln im Zusammenhange stehend, von der Lamina cribrosa nach unten an der Seitenplatte hinab

---

eine grubige Einsenkung«, und bei einem ausgewachsenen ♂ fehlte »jede Andeutung von einem eigentlichen Sinus sphenoidalis«; in allen Fällen verlängerte sich die Kieferhöhle in den Körper des Keilbeins hinein, und in den beiden letzten Fällen füllte sie den ganzen Keilbeinkörper aus.

[1] Wir sehen von Concha inferior (Maxilloturbinale) ab.

[2] Vgl. Zuckerkandl (12, pag. 21).

[3] Über die speciellen Verhältnisse vgl. Zuckerkandl (12, pag. 21). Nach Killian (15, I) ist das Verhalten bei der Reduktion des Siebbeins noch viel komplicirter, als Zuckerkandl es dargestellt hat, aber da sein Endresultat mit dem Zuckerkandl'schen sehr gut übereinstimmt, werde ich es hier nicht näher besprechen.

[4] Vgl. Killian (15, I. Taf. VI Fig. 18).

verlief und eine von der Seitenplatte entspringende schmale Knorpelplatte enthielt.

Bisweilen findet sich bei Embryonen zwischen Concha ethmoidalis media und inferior eine Bildung, die der embryonalen Bulla vollständig ähnlich ist; SEYDEL[1] und KILLIAN[2] haben sie mehrmals gesehen (SEYDEL hat sie einmal bei einem erwachsenen Menschen gesehen) und ich habe sie bei einem fünfmonatlichen Embryo getroffen. Dass diese Bildung ein rudimentäres Ektoturbinale repräsentirt, ist zweifellos.

Nach der in dieser Arbeit benutzten Terminologie verhält sich das Siebbein des Menschen in folgender Weise: es findet sich eine Reihe von Endoturbinalien, die am Ursprung von der Siebplatte mit einander in Verbindung stehen und deren Zahl von 3 bis 5 variirt; konstant findet sich ein rudimentäres Ektoturbinale zwischen erstem und zweitem Endoturbinale, und mitunter tritt ein zweites zwischen zweitem und drittem auf.

Von der Regio olfactoria geht ein System von pneumatischen Höhlen hervor, die mit der Nasenhöhle durch kleine Öffnungen kommuniciren, welche auf der Seitenplatte zwischen den Ursprungslinien der Basallamellen liegen. Die gesammte Zahl von Höhlen in verschiedenen Systemen ist bedeutenden Variationen unterworfen (vgl. Textfig. 33 bis 36; die Zahl variirt von 6 bis 11). In jeden Zwischenraum münden gewöhnlich mehrere pneumatische Höhlen ein, aber ihre Öffnungen sind nicht in gesetzmäßiger Weise angeordnet; sie können in einer regelmäßigen Reihe gelagert sein, die eine Öffnung hinter der anderen, aber am häufigsten ist die Anordnung ganz regellos. Die von den einzelnen Zwischenräumen entspringende Zahl von Höhlen variirt außerordentlich stark, nicht allein in verschiedenen Köpfen, sondern auch in den beiden Hälften desselben Kopfes (vgl. Textfig. 33 und 35).

Die Pneumaticität erreicht keinen bedeutenden Umfang; die pneumatischen Höhlen breiten sich hauptsächlich in der medialen Orbitalwand aus (hierdurch erreicht das Interorbitalseptum seine bedeutende Breite), aber die vordersten verlängern sich außerdem nach oben ins Stirnbein hinauf, während die hintersten sich in das Sphenoid erstrecken können. Der Umfang der einzelnen Höhlen ist großen Variationen unterworfen; die Höhlen sind in der Regel klein oder

---

[1] Vgl. SEYDEL (2, pag. 54 Anm.).

[2] Vgl. KILLIAN (15, I. pag. 52).

Fig. 33.

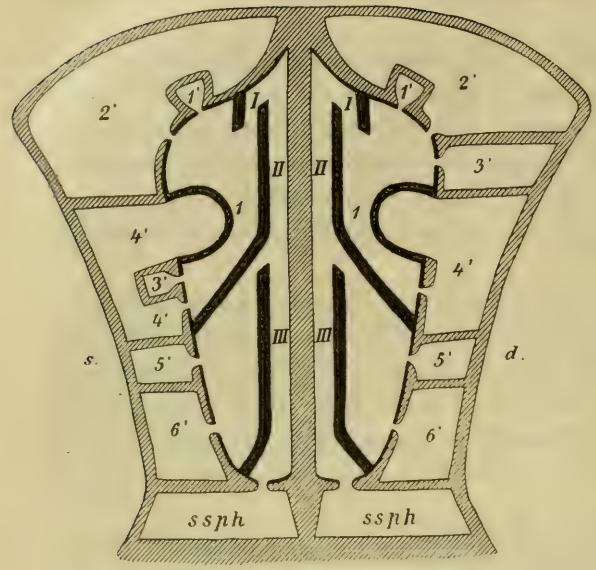


Fig. 34.

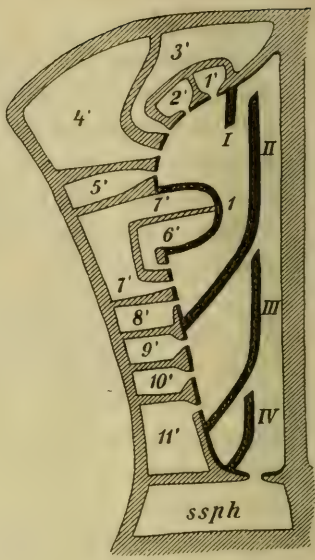


Fig. 35.

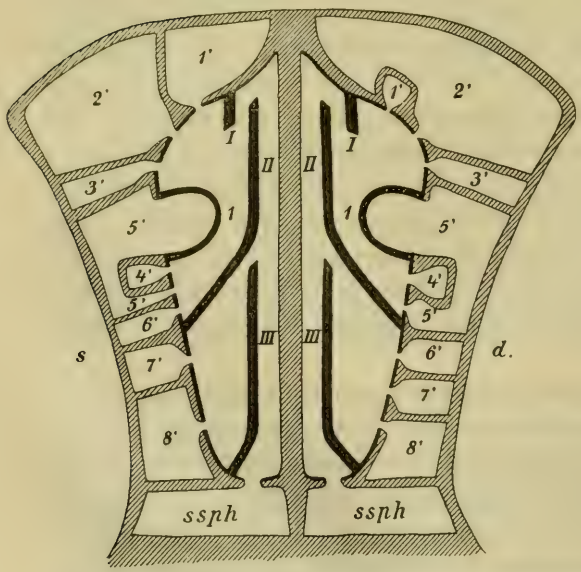


Fig. 36.

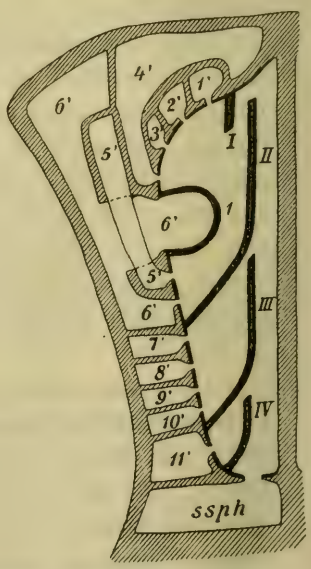


Fig. 33—36. *Mensch.* Schematische Schnitte durch die Nasenhöhle, der Siebplatte parallel; die Schnitte sind unterhalb der gemeinsamen Ursprungsplatte der Ethmoturbinalien gemacht. *I—IV* erstes bis viertes Endoturbinale. *1* erstes Ektoturbinale (Bulla). *ssph* »Sinus sphenoidalis«. Die pneumatischen Höhlen sind mit markirten arabischen Ziffern von vorn nach hinten bezeichnet, aber die Ziffern haben keine Bedeutung bezüglich der Homologie der Höhlen, sie gelten nur für jede Hälfte. *s* linke, *d* rechte Hälfte.

sehr klein[1], und häufig findet man einzelne auf ganz kleine Taschen reducirt, welche die Oberfläche des Schädels nicht erreichen, indem sie von den Nachbarhöhlen überlagert werden (vgl. z. B. die Höhlen *1'*, *2'* und *3'* in Textfig. 36). Nur eine oder ein Paar Höhlen erreichen einen bedeutenderen Umfang, indem sie sich ins Stirnbein verlängern und in der Regel die Partie über dem Arcus superciliaris einnehmen, aber diese frontale Ausbreitung ist vielen Schwankungen unterworfen und kann in einzelnen Fällen vollständig fehlen. Die Pneumatisation des Stirnbeins wird durch sehr verschiedene Höhlen hervorgebracht; in der Regel sind es die in dem Zwischenraume zwischen erstem Endo- und erstem Ektoturbinale ausmündenden Höhlen, welche sich im Stirnbein ausbreiten, aber auch die weiter nach hinten, im Zwischenraume zwischen erstem Ekto- und zweitem Endoturbinale ausmündenden Höhlen können sich in das Stirnbein verlängern (vgl. Höhle *5'* und *6'* in Textfig. 36). Konstant breiten sich eine oder zwei Höhlen (vgl. Textfig. 34) in die Bulla hinein, aber auch diese Pneumatisation kommt in den einzelnen Fällen durch sehr verschiedene Höhlen zu Stande.

In einem Falle wurde der vorderste Theil des zweiten Endoturbinale durch eine Ausstülpung von einer Höhle (Höhle *4'* in Textfigur 33) pneumatisirt und bildete eine leichte Hervorwölbung.

In den vier untersuchten Köpfen, in welchen die Schleimhaut gut konservirt war, waren die pneumatischen Höhlen vollständig von einander getrennt.

Über den »Sinus sphenoidalis« ist nichts Besonderes zu erwähnen.

Zwischen dem Vorderrande der Seitenplatte und dem untersten Ende des Processus uncinatus liegt die Öffnung des Sinus maxillaris; diese Lage der Öffnung tritt am deutlichsten hervor bei Embryonen und Kindern, bei welchen das erste Ektoturbinale (Bulla) noch nicht durch die Pneumatisation vergrößert worden ist. In zwei Fällen fanden sich zwei Öffnungen zum Sinus maxillaris; sie fanden sich beide am Vorderrande der Seitenplatte, hinter dem Processus uncinatus, von einander durch eine ca. 2 mm breite, eine knöcherne Grundlage enthaltende Brücke geschieden; dieses Verhältnis ist sicher als eine sekundäre Theilung einer ursprünglich einheitlichen Öffnung aufzufassen[2].

[1] Ausnahmsweise wird der Umfang einer Höhle bedeutend vergrößert; ZUCKERKANDL (11, I. pag. 127) erwähnt einige Fälle von Reduktion des Sinus maxillaris und supplirenden Vergrößerung einer Cellula ethmoidalis.

[2] In der Litteratur werden Fälle von zwei Öffnungen zum Sinus maxillaris erwähnt; die eine Öffnung liegt an der gewöhnlichen Stelle, während die andere

II.

Übersicht über das Verhalten des Siebbeins und der Pneumaticität bei den einzelnen Ordnungen.

Insectivora.

Das Siebbein ist charakterisirt durch vier Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter spaltet, von denen jedes einen Riechwulst bildet; nach vorn nimmt die Spaltung allmählich an Tiefe zu, bis zuletzt die ursprünglich einheitliche Basallamelle in zwei, an der Seitenplatte selbständig angehefteten Basallamellen getheilt worden ist, und im vorderen Theil des Siebbeins findet man dann eine Reihe von Endoturbinalien, die betreffs ihrer Ursprungsverhältnisse von den Wandungen der Riechregion denen der Marsupialier[1] sehr ähnlich sind. Nur bei Galeopithecus ist die Zahl der Riechwülste dadurch vergrößert worden (es finden sich deren sechs), dass nicht allein die Basallamelle des zweiten, sondern auch die des vierten Endoturbinale sich in zwei Blätter spalten; die Riechwülste schließen sich, die Form und das gegenseitige Größenverhältnis betreffend, an die der Insectivoren sehr eng an, indem der fünfte und sechste Riechwulst des Galeopithecus vereinigt ein Gebilde abgeben würde, das bezüglich seiner Form und Größe mit dem fünften Riechwulst der Insectivoren vollständig übereinstimmte.

Außerdem findet sich noch eine Reihe von Ektoturbinalien, deren Zahl nur gering (es finden sich höchstens deren drei), aber nicht konstant ist (bei Cladobates fanden sich nur zwei Ektoturbinalien).

Die Regio olfactoria verlängert sich nach hinten in den Körper des Präsphenoids hinein, und diese Verlängerung wird vollständig vom letzten Riechwulst ausgefüllt.

Bei den untersuchten Insectivoren, die kleinste Art, Sorex, ausgenommen, findet sich im Oberkiefer und Thränenbein ein pneumatischer Raum (bei Centetes verlängert er sich außerdem ins Stirnbein hinauf); ich werde mir erlauben, diesen Raum Sinus

---

(vgl. ZUCKERKANDL, 11, I. pag. 41) »gewöhnlich bilateral an jener Stelle des mittleren Nasenganges auftritt, wo die laterale Wand die von Schleimhaut verschlossenen Lücken enthält«. ZUCKERKANDL schließt sich der Auffassung an, dass diese Öffnung pathologisch ist — aber sie entspricht nicht der oben erwähnten.

[1] Vgl. »Über die Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren«. I.

maxillaris, Kieferhöhle zu benennen; er kommunicirt mit der Nasenhöhle durch eine Öffnung, die im mittleren Nasengange unmittelbar vor dem Siebbein[1] liegt, nämlich am vorderen Rande der Seitenplatte, nach hinten durch einen bogenförmigen Einschnitt in diesem Rande, nach vorn durch die Verlängerung des Nasoturbinale begrenzt.

Hyracoidea.

Das Siebbein bei Hyrax betreffend, schließen sich die Endoturbinalien und ihre Riechwülste an die der Insectivoren sehr eng an (die Form der Riechwülste ist auch der der Insectivoren sehr ähnlich), während die Ektoturbinalreihe vier enthält.

Im Schädel finden sich zwei pneumatische Höhlen, von denen die eine sich in der Basis cranii ausbreitet und mit der Nasenhöhle durch eine dicht hinter dem fünften Riechwulst liegende Öffnung in Verbindung steht, während die andere am Vorderrande der Seitenplatte einmündet, d. h. an einer Stelle der lateralen Nasenhöhlenwand, der entsprechend, wo sich die Ausmündung der Kieferhöhle bei den Insectivoren findet, d. h. diese Höhle bei Hyrax ist eine Kieferhöhle. Es ist bemerkenswerth, dass die Kieferhöhle sich hauptsächlich im Fornix cranii ausbreitet und nur einen sehr kleinen Theil des Oberkiefers in Anspruch nimmt; außerdem pneumatisirt sie die Basallamellen des Nasoturbinale und des ersten Ektoturbinale.

Chiroptera.

Die beiden untersuchten Chiropteren zeigen einen recht bedeutenden Unterschied bezüglich des Baues des Siebbeins[2]: Das Siebbein bei Pteropus schließt sich, den Typus anbelangend, an das der Insectivoren sehr eng an, nur zeichnet es sich durch die starke Reduktion des Nasoturbinale aus. Bei Vesperugo noctula dagegen fehlt die Spaltung der Basallamelle des zweiten Endoturbinale, und das Siebbein enthält vier Endoturbinalien mit vier Riechwülsten; das

[1] Bei dieser Angabe über die vordere Grenze des Siebbeins haben wir nur die Seitenplatte berücksichtigt und davon ganz abgesehen, dass mehrere Riechwülste sich viel länger als die Seitenplatte in die Nasenhöhle hervorstrecken, denn die Lage einer Öffnung an der lateralen Nasenhöhlenwand kann nicht mittels der Riechwülste angegeben werden.

[2] Das Siebbein der Chiropteren zeigt im Ganzen recht große Variationen betreffs der Zahl der Ethmoturbinalien und der Form der Riechwülste; über die diesbezüglichen Details vgl. Harrison-Allen (3).

Nasoturbinale ist wohl entwickelt; außerdem findet sich nur ein Ektoturbinale.

Bei Pteropus findet sich eine pneumatische Höhle im Oberkiefer, die am Vorderrande der Seitenplatte in die Nasenhöhle einmündet (vgl. die Insectivoren), d. h. die Höhle ist ein Sinus maxillaris. Bei der viel kleineren Art Vesperugo fehlt die Höhle vollständig.

Carnivora.

Betreffs der Endoturbinalien tritt das Siebbein mit einem wohl markirten Typus auf, der sich an den der Insectivoren sehr eng anschließt: vier Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten. Bei der Hundefamilie, bei den Viverriden und bei den Hyänen- und Katzenfamilien findet man diesen Typus vollständig ausgesprochen, während das Siebbein bei den Ursiden, den Musteliden und den Subursiden dagegen verschiedene Abweichungen darbietet, die indessen von dem Typus sehr leicht ableitbar sind. Bei dem Bären und bei den Musteliden findet sich noch die typische Zahl von Endoturbinalien (4), während die Zahl der Riechwülste bis zu 6 (bei Mustela, Thiosmus, Lutra) oder 7 (Ursus, Meles) vermehrt worden ist, und diese Vermehrung kommt dadurch zu Stande, dass die Basallamelle des vierten Endoturbinale sich in zwei resp. drei Blätter spaltet, mit Bildung einer entsprechenden Zahl von Riechwülsten. Bei den Subursiden ist diese Spaltung des vierten Endoturbinale eine vollständige geworden; fünfter, sechster und siebenter Riechwulst besitzen je eine selbständige Basallamelle, d. h. das vierte Endoturbinale der Carnivoren ist in drei zerlegt und die Zahl der Endoturbinalien zu 6 vergrößert worden.

Was die Ektoturbinalien anbelangt, so zeigen sie außerordentlich große Variationen sowohl betreffs ihrer Zahl als auch ihrer Lage und Ordnung. Die Zahl wechselt sehr innerhalb der einzelnen Familien[1],

[1] Der Übersicht halber führen wir die Zahl der Ektoturbinalien bei den einzelnen Arten hier an:

beim Hunde	6 oder 7	bei Viverra genetta	5
- Canis lagopus	6	- Herpestes fasciatus	6
- Ursus arctos	9	- Paradoxurus musanga	7
- Nasua	9	- Arctitis binturong	7
- Procyon	9	- Hyaena striata	5
- Mustela	7	- Hauskatze, - Löwe, - Cynaelurus	5
- Meles	10		
- Thiosmus	6		
- Lutra	6		

ja nicht einmal bei der einzelnen Art ist sie absolut konstant (vgl. den Hund); bei den meisten Raubthieren finden sich nur wenige Ektoturbinalien (5—6), die in einer Reihe gelagert sind, während die Zahl beim Bären, bei den Subursiden und beim Dachs bedeutend vermehrt worden ist, und die Ektoturbinalien sind dann in zwei Reihen angeordnet, aber die Anordnungsweise ist ganz regellos.

Das Siebbein der Raubthiere zeichnet sich durch seinen außerordentlich großen Umfang, namentlich der Höhe und der Quere nach aus, welcher durch die bedeutende Größe jedes einzelnen Ethmoturbinale erreicht wird, und die Regio olfactoria verlängert sich daher theils nach oben in den Nasentheil des Stirnbeins, in welchem sie eine große und hohe Tasche bildet, theils nach hinten tief in den Keilbeinkörper hinein; sowohl die Tasche als auch die Verlängerung im Keilbeinkörper werden von den Ektoturbinalien vollständig ausgefüllt. Bei einigen Raubthieren enthält die Basis cranii einen pneumatischen Raum, und die Verlängerung der Regio olfactoria in den Keilbeinkörper ist dann sehr kurz, aber in diesen Fällen verlängert sich der unterste Riechwulst in die basale Höhle hinein.

Die Pneumaticität des Schädels verhält sich in folgender Weise:

Bei den untersuchten Raubthieren findet sich konstant ein Sinus maxillaris, der in die Nasenhöhle am Vorderrande der Seitenplatte, hinter der Verlängerung des Nasoturbinale, einmündet (vgl. die Insectivoren). Diese Höhle liegt im hintersten Theil des Oberkiefers und breitet sich bei einigen Arten außerdem ins Thränen- und Gaumenbein und in die Orbitalplatte des Stirnbeins hinein aus; bei Cynaelurus erstreckt sich die Höhle in den Oberkiefer gar nicht hinein. Der Umfang der Kieferhöhle ist in der Regel nur gering, namentlich bei den kleinen Raubthieren, und nur beim Bären erreicht sie eine bedeutende Größe und verlängert sich in den Fornix cranii hinauf.

Der bedeutendste Theil der Pneumaticität tritt als ein System von pneumatischen Höhlen auf, die von der Regio olfactoria aus durch Ausstülpungen der Schleimhaut zwischen den Basallamellen der Ethmoturbinalien entwickelt werden. Das System beim Bären enthält die größte Zahl von Höhlen (5), während es bei den übrigen Raubthieren sehr stark reducirt ist und nur eine oder zwei pneumatische Höhlen umfasst. Die Höhlen breiten sich hauptsächlich im Fornix und in der Basis cranii aus und erstrecken sich nur ein

wenig in die mediale Orbitalwand hinein (das Interorbitalseptum verdankt dem umfangreichen Siebbein seine bedeutende Breite). Im Fornix ist die Pneumaticität bei den meisten Arten auf das Stirnbein beschränkt und nimmt nur bei einzelnen (beim Bären, bei der Hyäne, beim Löwen und Cynaelurus) außerdem einen kleinen Theil des Scheitelbeins in Anspruch; die pneumatische Höhle in der Basis cranii findet sich nur beim Bären, bei Nasua und bei den Katzen und breitet sich im Körper des Präsphenoids, bei Cynaelurus außerdem im Körper des Basisphenoids aus. Die einzelnen pneumatischen Höhlen in jedem Systeme waren von den Nachbarhöhlen vollständig isolirt; in den schleimhautbekleideten Scheidewänden fanden sich nie Verbindungslöcher zwischen den Höhlen. Individuelle Variationen rücksichtlich der Ausbreitung der Höhlen kommen vor (vgl. die Hyäne), aber bei Weitem nicht in demselben Maße, wie es z. B. mit den Höhlen der Ungulaten der Fall ist; bei der Hyäne war eine Höhle auf eine ganz kleine Tasche reducirt worden, welche die Oberfläche des Schädels nicht erreichte, indem sie von den Nachbarhöhlen überlagert wurde.

Der Schädel bei den Raubthieren liefert ein sehr eklatantes Beispiel davon, dass der Umfang der Pneumaticität von der Größe der Art abhängig ist; bei den großen Arten erreicht die Pneumaticität den größten Umfang, und je kleiner die Art ist, desto mehr reducirt findet man ihren Umfang; der basale Theil der Systeme schwindet erst (vgl. Hund, Procyon, Viverra genetta, Hyäne), dann der frontale Theil, und nur der Sinus maxillaris bleibt erhalten. Dieses Verhalten zeigt sich nicht allein durch Vergleichung der Arten innerhalb der verschiedenen Familien, sondern tritt auch innerhalb der einzelnen Art auf, und der Hund ist eben in dieser Beziehung ein sehr typisches Beispiel, indem man alle Zwischenstufen von einem vollständig reducirten System bei den kleinsten Rassen bis zum Vorhandensein von umfangreichen pneumatischen Höhlen im Fornix bei den großen Rassen findet. Abweichungen von dieser Regel treten allerdings auf! Bei Nasua finden sich recht große Höhlen sowohl im Fornix als in der Basis; bei Arctitis findet sich ein pneumatischer Raum im Fornix, dessen Umfang im Verhältnis zur Größe des Thieres außergewöhnlich groß ist, und bei den Katzen findet man im Fornix eine Höhle, die relativ ungefähr denselben Umfang bei der größten wie bei der kleinsten Art besitzt. Dass die Pneumaticität bei diesen kleinen Formen einen so bedeutenden Umfang erreicht hat, wird sicher durch die Umformungen erklärt, welchen die Schädelknochen

während der Entwicklung des kolossalen und sehr hohen Siebbeins unterworfen worden sind; diese Umformung betrifft namentlich das Stirnbein, dessen vorderer Theil durch die mächtige Entfaltung des Siebbeins stark nach oben gedrängt wird, während sein hinterer Theil — um Schritt mit dem Wachsthum des vorderen Theils zu halten — durch eine Pneumatisation emporgewölbt wird.

Bei den Raubthieren, deren Schädel pneumatische Höhlen im Fornix oder in der Basis enthält, findet sich das eigenthümliche Verhalten, dass Theile vom Siebbein in den Höhlen lagern, indem die hintersten Partien von den Blättern der Ethmoturbinalien sich durch die Öffnungen in die Höhlen hinein erstrecken; in jeder Höhle steckt nur ein Blatt (Viverra ausgenommen). Wir haben schon erwähnt, dass die Ausbreitung des Siebbeins in den pneumatischen Höhlen beim Hunde nur ein sekundärer Process ist, indem die Höhlen ursprünglich »leere« Ausstülpungen der Schleimhaut bilden, in welche sich das Siebbein erst später nach und nach hinein verlängert; dass das Verhalten bei den übrigen Raubthieren dem beim Hunde entspricht, ist zweifellos. Diese Ausbreitung des Siebbeins findet beim Sinus maxillaris nie statt; die Kieferhöhle ist stets »leer«.

Pinnipedia.

Das Siebbein, das in mehreren Beziehungen eine recht bedeutende Reduktion zeigt, besitzt fünf Endoturbinalien mit sechs Riechwülsten (die Basallamelle des zweiten Endoturbinale ist gespalten) und acht in einer Reihe gelagerte Ektoturbinalien. Was die Form anbelangt, so schließen sich die Riechwülste an die der Raubthiere ziemlich eng an.

Es finden sich keine pneumatischen Höhlen.

Edentata.

Betreffs der Zahl der Endoturbinalien und der Riechwülste zeigt das Siebbein sehr bedeutende Verschiedenheiten bei den verschiedenen Gruppen; man findet:

bei Choloep. didact.	7 Endotub.,	7 Riechw.;		
- Tamandua tetradact.	5 -	6 -		2. Endot. ist gespalten,
- Myrmecoph. jubata	5 -	7 -		2. und 5. Endot. sind gespalten,
- Dasyp. villosus - - sexcinct.	6 -	8 -		2. und 6. Endot. sind gespalten,
- Xenurus duodecimcinct. - Dasyp. novemcinct.	8 Endoturb., 9 Riechw.,			2. Endot. ist gespalten.

Es geht aus diesen Zahlen hervor, dass das Siebbein der Edentaten sich nicht von einem gemeinsamen Typus ableiten lässt, und nur Tamandua und Myrmecophaga schließen sich an einander enger an, indem die Zahl der Riechwülste bei Myrmecophaga dadurch vergrößert worden ist, dass nicht allein die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sondern auch die des fünften sich in zwei Blätter spalten.

Es finden sich nur wenige Ektoturbinalien (acht bis neun), aber sowohl ihre Zahl als ihre Lage und Ordnung bieten große Variationen innerhalb der verschiedenen Gruppen dar.

Die Pneumaticität tritt in folgender Weise auf:

Bei den untersuchten Dasypodidae und Myrmecophagidae findet sich nur ein von der Nasenhöhle entwickelter pneumatischer Raum, Sinus maxillaris; seine Öffnung liegt im mittleren Nasengange unmittelbar vor dem Siebbein, nach hinten vom Vorderrande der Seitenplatte, nach vorn von der Verlängerung des Nasoturbinale begrenzt. Bei sämmtlichen untersuchten Arten liegt die Höhle im Oberkiefer und breitet sich konstant ins Nasoturbinale hinein aus; außerdem verlängert sie sich theils nach oben ins Stirnbein theils nach hinten ins Thränen- und Gaumenbein hinein, aber trotzdem erreicht sie in der Regel keine bedeutende Ausdehnung; der gesammte Umfang ist bei den Myrmecophagidae relativ etwas größer als bei den Dasypodidae, aber der Unterschied ist nicht groß. Bei der größten, untersuchten Gürtelthierart, Xenurus duodecimcinctus, ist der frontale Theil der Kieferhöhle augenscheinlich durch die kolossale Entfaltung des Siebbeins reducirt worden, denn die gesammte Höhle erreicht bei Xenurus nicht einmal relativ denselben Umfang wie die der viel kleineren Gürtelthierarten.

Bei Choloepus ist die Pneumaticität in ganz anderer Weise als bei den Dasypodidae und Myrmecophagidae entfaltet. Im Schädel findet sich ein System von pneumatischen Höhlen, die von der Regio olfactoria, durch Ausstülpungen der Schleimhaut von den Zwischenräumen der Basallamellen entwickelt sind; das System enthält nur drei Höhlen, die sich theils im Fornix theils in der Basis cranii ausbreiten und sich durch ihren sehr bedeutenden Umfang auszeichnen. Außerdem findet man einen dem Choloepus eigenthümlichen pneumatischen Raum, der im mittleren Nasengang einmündet und theils das Maxilloturbinale[1] theils den Oberkiefer pneumatisirt. Die

[1] Zuckerkandl (1, pag. 19) hat bei einem ganz jungen Bradypus tri-

Pneumaticität erreicht im Ganzen einen im Verhältnis zur Größe des Thieres sehr bedeutenden Umfang.

Bei Tamandua und Choloepus finden sich außerdem eine oder zwei vom Schlundkopf entwickelte pneumatische Höhlen, die sich in Basis cranii ausbreiten.

Die Regio olfactoria verlängert sich in den Körper des Präsphenoids ziemlich tief hinein, und die Verlängerung wird von den beiden untersten Riechwülsten ausgefüllt, ausgenommen bei Choloepus, bei welchem der hinterste Theil der Verlängerung leer ist.

Rodentia.

Das Siebbein schließt sich, was den Typus anbelangt, an das der Insectivoren sehr eng an: es finden sich vier Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter spaltet, jedes mit einem Riechwulst versehen; nur bei Hystrix ist die Zahl vergrößert worden, indem man fünf Endoturbinalien mit sechs Riechwülsten findet (zweiter und dritter Riechwulst entspringen von einer gemeinsamen Basallamelle). Dem Siebbein der Nager eigenthümlich ist der sehr bedeutende Umfang des Nasoturbinale, welcher theils durch die mächtige Entfaltung des Marsupium nasale theils durch eine vom Sinus maxillaris entwickelte Pneumatisation erreicht wird; bei Hystrix sendet außerdem die vom Schlundkopf entwickelte Höhle *b'* eine Einstülpung ins Nasoturbinale hinein. Das Marsupium ist bei allen Nagern stark entwickelt, während der ethmoidale Theil des Nasoturbinale bei einzelnen Arten (Arctomys, Cavia) bedeutend reducirt ist.

Es finden sich nur wenige Ektoturbinalien, die in einer Reihe gelagert sind (nur bei Hystrix wird das vierte Ektoturbinale vom dritten und fünften überlagert), aber sowohl die Zahl[1], die von 1 bei Arctomys und Myopotamus bis zu 6 bei Hystrix wechselt, als die Lage im Verhältnisse zu den Endoturbinalien sind großen Variationen unterworfen.

---

dactylus (dem Schädel fehlten noch pneumatische Höhlen vollständig) ein doppelt eingerolltes Maxilloturbinale gefunden. Bei dem untersuchten Choloepus fand sich ein eingerolltes Blatt dem oberen Rande der »Kapsel« entlang (vgl. pag. 507); es scheint demnach, als ob das Maxilloturbinale beim erwachsenen Choloepus als ein ursprünglich doppelt eingerolltes aufzufassen wäre, dessen unteres Blatt pneumatisch geworden ist.

[1] Der Übersicht halber führen wir hier die Zahl der Ektoturbinalien an; es finden sich:

Bei Hydrochoerus sind die Basallamellen des ersten Ekto- und des zweiten Endoturbinale pneumatisch; die Pneumatisation der erstgenannten Basallamelle wird durch eine Verlängerung von der im Fornix liegenden Höhle (*I'*) hergestellt, während die Basallamelle des zweiten Endoturbinale einen selbständigen pneumatischen Raum enthält, der sich an der unteren Fläche der Basallamelle öffnet. Bei Hystrix sind die meisten Ethmoturbinalien pneumatisch, indem die in den Schädelknochen liegenden Höhlen Einstülpungen in die Basallamellen hinein senden.

Die Regio olfactoria verlängert sich in den Körper des Präsphenoids ein, und die Verlängerung wird von dem untersten Riechwulst ganz ausgefüllt; bei Myopotamus ist dieser Riechwulst so kurz, dass er nur den vordersten Theil der Verlängerung ausfüllt.

Die Pneumaticität des Schädels bietet folgende Verhältnisse dar:

Bei den untersuchten Nagern, Arvicola agrestis ausgenommen, findet sich ein Sinus maxillaris, und bei den meisten ist die Pneumaticität auf diese Höhle beschränkt; sie mündet am Vorderrande der Seitenplatte, zwischen ihm und der Verlängerung des Nasoturbinale in die Nasenhöhle ein. Die Kieferhöhle breitet sich im hinteren Theil des Oberkiefers aus, verlängert sich aber bei den meisten Arten außerdem ins Thränen- und Stirnbein hinein, während sie sich bei einzelnen (Coelogenys, Hydrochoerus) hauptsächlich im letztgenannten Knochen ausbreitet; bei Hystrix liegt die Höhle im Nasenbein. Die Kieferhöhle breitet sich konstant ins Nasoturbinale hinein aus. Der Umfang der Höhle zeigt eine recht augenfällige Abhängigkeit von der Größe der Art; je kleiner die Art ist, um so kleiner ist die Höhle.

Bei den beiden größten Formen, Hydrochoerus und Hystrix, sind die Verhältnisse mehr komplicirt, und die Pneumaticität erreicht bei diesen einen viel bedeutenderen Umfang als bei den übrigen Nagern.

---

bei Hasen, - Kaninchen	4	bei Arvicola glareola, - - agrestis	2
- Eichhörnchen	4	- Myopotamus coypu	1
- Arctomys marmotta	1	- Hystrix cristata	6
- Myoxus avellanarius	3	- Coelogenys paca	5
- Hausratte, - Hausmaus	2	- Cavia cobaya	3
		- Hydrochoerus capybara	2

Bei Hydrochoerus findet sich außer dem Sinus maxillaris noch ein großer pneumatischer Raum im Fornix, welcher zwischen den Basallamellen des ersten Endo- und des ersten Ektoturbinale in die Nasenhöhle einmündet.

Bei Hystrix bietet die Pneumaticität, die sich durch ihren enormen Umfang auszeichnet, mehrere eigenthümliche Verhältnisse dar. Von der Regio olfactoria geht ein System von pneumatischen Höhlen hervor, deren Öffnungen zwischen den Basallamellen liegen; das System enthält eine Reihe von Höhlen, die sich in sehr unregelmäßiger Weise im Fornix, in medialer Orbitalwand und in der Basis ausbreiten; eine Höhle ist auf eine ganz kleine Tasche reducirt worden, welche die Oberfläche des Schädels nicht erreicht, indem sie von den Nachbarhöhlen überlagert wird. Außer dem System finden sich noch drei pneumatische Höhlen, die vom Schlundkopf aus entwickelt werden; vom obersten Theil desselben, dicht unterhalb der Lamina transversalis, gehen zwei Höhlen hervor, die sich in medialer Ortibalwand und im Fornix ausbreiten, indem sie sich zwischen den dem Systeme angehörigen Höhlen in unregelmäßigster Weise winden und größtentheils von ihnen überlagert werden; von diesen beiden Höhlen gehen zahlreiche Verlängerungen hervor, die sich in die meisten Ethmoturbinalien hinein verlängern. Ganz nach vorn im Schlundkopf findet sich der Eingang eines umfangreichen und sehr unregelmäßigen Raumes, welcher den Oberkiefer und den harten Gaumen pneumatisirt; die Kieferhöhle ist augenscheinlich durch diese Pneumatisation des Oberkiefers ins Nasenbein hinauf gedrängt worden. Die pneumatischen Höhlen waren vollständig von einander isolirt.

Prosimiae.

Die Endoturbinalien anbelangend schließt sich das Siebbein an den Insectivortypus sehr eng an: vier Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter spaltet, jedes mit einem Riechwulst versehen; der hintere Theil des Nasoturbinale ist einfach eingerollt, während der mittlere pneumatisch ist.

Betreffs der Ektoturbinalien zeigt das Siebbein eine bedeutende Reduktion; es finden sich nur zwei Ektoturbinalien, die bei Stenops gracilis auf ein Paar kleine Leisten, denen eine Einrollung vollständig fehlt, reducirt sind.

Die Ethmoturbinalien zeichnen sich durch sehr einfache Formen aus, und sekundäre Faltungen fehlen ihnen gänzlich.

Die Regio olfactoria verlängert sich nach hinten in den Körper des Präsphenoids ein, aber nur bei Stenops wird diese Verlängerung vom fünften Riechwulst vollständig ausgefüllt, während dieser Riechwulst bei Lemur und Otolicnus so kurz ist, dass er nur den vorderen Theil der Verlängerung ausfüllt.

Die Pneumaticität, deren Umfang eine sehr auffällige Abhängigkeit von der Größe der Art zeigt, verhält sich in folgender Weise:

Bei sämmtlichen untersuchten Prosimiern findet sich eine Kieferhöhle, deren Öffnung sich am Vorderrande der Seitenplatte findet, nach vorn von der Verlängerung des Nasoturbinale begrenzt, d. h. die Lage der Öffnung entspricht der der Kieferhöhlenöffnung bei den Insectivoren. Der Umfang der Kieferhöhle steht im direkten Verhältnisse zur Größe des Thieres; während man bei Lemur eine große Höhle findet, die sich durch den Oberkiefer und das Thränenbein ins Stirnbein hinauf erstreckt, ist sie bei der kleinsten Art, Stenops, auf einen kleinen schmalen Raum im hintersten Theil des Oberkiefers reducirt.

Während der Sinus maxillaris den einzigen bei Otolicnus und Stenops vorkommenden pneumatischen Raum bildet, findet sich bei der größten Art, Lemur, noch eine Höhle, nämlich eine ziemlich große Höhle im Stirnbein, die zwischen den Basallamellen des ersten Endo- und des ersten Ektoturbinale in die Nasenhöhle einmündet.

Primates.

Das Siebbein tritt mit einer von der bei allen übrigen Säugethieren sehr abweichenden Gestalt auf, und die Faktoren[1], die bei dieser Umformung hauptsächlich betheiligt gewesen, sind theils die Reduktion des Riechorgans, theils die Veränderungen des Schädels, die mit der starken Entfaltung der Hemisphären, mit der Lageveränderung der Augenhöhlen und mit der infracerebralen Verschiebung des Kieferskelettes in Verbindung stehen. Die Nasenhöhle

[1] Betreffs der Details bei dieser Umformung der Nasenhöhle und des Siebbeins verweise ich besonders auf die Arbeiten von Winge (16) und Seydel (2); im Obenstehenden sind nur die Verhältnisse, die für die vorliegenden Untersuchungen Bedeutung haben, ganz kurz erwähnt worden.

ist sehr hoch, und ihr oberster Theil kurz und sehr eng geworden; die Siebplatte ist horinzontal gelagert, und der Körper des Präsphenoids hat an Höhe bedeutend zugenommen; das interorbitale Septum ist außerordentlich verschmälert worden, und bei den Formen, bei welchen es eine bedeutendere Breite besitzt (bei den Anthropomorphen und beim Menschen), ist diese durch eine Pneumatisation erreicht worden.

Die Reduktion des Siebbeins kennzeichnet sich in mehrfacher Weise. Die Lamina cribrosa zeigt eine deutliche Reduktion; sie ist kurz und schmal, und die knöcherne Siebplatte fehlt einzelnen Arten (Cercopithecus, Semnopithecus); bei Cercopithecus cynomolgus fand sich eine »fibröse« Siebplatte. Die Zahl der Ethmoturbinalien ist bedeutend vermindert worden, und in der Regel finden sich nur die Endoturbinalien, während die Ektoturbinalien entweder vollständig fehlen oder in einzelnen Fällen nur im rudimentären Zustande vorhanden sind (Hapale, Mensch). Auch die Form des einzelnen Ethmoturbinale trägt das Gepräge der Reduktion; das Ethmoturbinale bildet nur eine einfache Platte, der eine Einrollung oder sekundäre Faltungen vollständig fehlen: es ist auf eine einfache Basallamelle reducirt worden.

Der obere Theil der Nasenhöhle ist, wie schon oben erwähnt, sehr kurz und schmal, während der untere viel räumlicher — namentlich viel länger — ist; diesen Räumlichkeiten entsprechend findet man bei den Affen, dass die vordere-untere Ecke des zweiten Endoturbinale sich zungenförmig nach vorn (bei einigen Arten sogar stark nach vorn) zwischen Naso- und Maxilloturbinale erstreckt, und beim Menschen, bei welchem die infracerebrale Verschiebung des Kieferskelettes viel stärker als bei den Affen ausgesprochen ist, findet sich eine ähnliche Verlängerung oft angedeutet vorhanden; dieses Verhalten bildet eine Anknüpfung an das bei den übrigen Säugethieren, bei welchen dem Überwiegen des Längendurchmessers der Nasenhöhle gemäß das zweite Endoturbinale sich weit nach vorn zwischen Naso- und Maxilloturbinale verlängert.

Von der Lageveränderung der Siebplatte abhängig ist die Anordnung der Basallamellen. Bei verschiedenen Säugern (Echidna, Elefant)[1] findet sich ein analoges Verhalten, indem die Siebplatte

---

[1] Theilweise findet sich dieses Verhalten bei den Gürtelthieren, bei denen die hintere Hälfte der langen und stark nach vorn gekrümmten Siebplatte horizontal gelagert ist.

durch die starke Entwicklung des Lobus olfactorius aus der frontalen in eine horizontale Lage übergegangen ist; die Basallamellen sind dieser Bewegung gefolgt und finden sich dann in einer Reihe von frontalen Ebenen — die eine hinter der anderen liegend — angeordnet. Bei den Primaten ist das Verhältnis mehr komplicirt, indem die Nasenhöhle durch die geänderte Lage der Augenhöhlen bedeutend verschmälert worden ist; die außerordentlich schmale Nasenhöhle gestattet nicht den Basallamellen eine frontale Anordnung einzunehmen, und sie gehen daher in eine sagittale Lage über — schematisch dargestellt, als ob die Basallamellen sich um eine Achse, die Anheftungslinie der Basallamellen an der Seitenplatte, nach vorn drehten, d. h. die sagittale Umlagerung der Basallamellen ist nur als eine Anpassung an die Räumlichkeiten der Nasenhöhle aufzufassen. Daraus resultirt das bei den Platyrrhinen vorhandene Siebbein, welches drei plattenförmige, sagittal gelagerte, dachziegelförmig geordnete Endoturbinalien besitzt, die von der Siebplatte gesondert entspringen.

Bei den Catarrhinen, den Anthropoiden und beim Menschen ist das Siebbein noch stärker reducirt worden, indem die Basallamellen nicht mehr von der Siebplatte gesondert entspringen; es hat eine Überwanderung stattgefunden in der Weise, dass der vordere-obere Theil jeder Basallamelle sich mit der davorliegenden vereinigt hat[1]. Am Sagittalschnitte zeigen sich daher die Endoturbinalien nur theilweise von einander gesondert, scheinbar von einer gemeinsamen Ursprungsplatte entspringend. Die Zahl der Endoturbinalien variirt sehr, und nicht einmal bei der einzelnen Art ist sie konstant; man findet bei:

Cercopithecus	2	Semnopithecus entellus .	2
Cynocephalus anubis . . .	4	Hylobates lar	3—4
- leucophaeus \	3	Orang-Utang	2—3
- hamadryas /		Menschen	3—5

Das Nasoturbinale findet sich konstant und ist bei den Platyrrhinen am besten entwickelt; bei den übrigen Primaten ist es mehr oder minder stark reducirt worden, aber während Agger bei einzelnen Arten (Semnopithecus und mitunter beim Menschen) vollständig rückgebildet werden kann, ist dies mit dem Processus uncinatus nie der Fall; dieser Processus ist immer — obwohl bei einigen Arten (Semno-

[1] Über die Details bei dieser Überwanderung vgl. Seydel (2).

pithecus, Hylobates, Orang) in sehr reducirter Form — vorhanden (vgl. übrigens SEYDEL).

Die Pneumaticität des Schädels zeigt eine sehr auffällige Abhängigkeit von der Größe der Arten: den größten Umfang erreicht sie bei den großen Arten (Cebus, Orang, Mensch) entweder durch eine beträchtliche Vergrößerung eines einzigen pneumatischen Raumes (Orang) oder durch Entwicklung von mehreren Höhlen, von einem Systeme. Bei Semnopithecus fehlt die Pneumaticität vollständig; bei den kleineren Formen (Hapale, Cercopithecus, Cynocephalus) ist sie auf den Oberkiefer beschränkt, während sie bei den großen außerdem sowohl Fornix als Basis cranii einnimmt.

Bei sämmtlichen untersuchten Primaten (ausgenommen Semnopithecus) findet sich ein Sinus maxillaris, dessen Öffnung nach hinten vom Vorderrande der Seitenplatte, nach vorn von der Verlängerung des Nasoturbinale (Processus uncinatus) begrenzt wird, d. h. ihre Lage entspricht genau der der Kieferhöhlenöffnung bei den Prosimiern. Die Höhle breitet sich im Oberkiefer aus, aber ihr Umfang wechselt sehr, u. A. zur Größe des Thieres im Verhältnis stehend; bei Orang erreicht die Kieferhöhle einen kolossalen Umfang, indem sie sich vom Oberkiefer theils in den Fornix, theils in die Basis cranii hinein verlängert.

Bei Cebus und beim Menschen sind die Verhältnisse mehr komplicirt.

Bei Cebus findet sich außer dem Sinus maxillaris ein pneumatischer Raum im Stirnbein, dessen Öffnung am Septum, dicht unterhalb der Nasenhöhlendecke liegt; dieser besonderen Lage der Öffnung gemäß bildet die Höhle einen der untersuchten Cebusart eigenthümlichen pneumatischen Raum, denn weder bei Hapale noch bei den Prosimiern findet sich eine Höhle, die sich an der entsprechenden Stelle öffnet. Nach SEYDEL (2, pag. 28) tritt bei Nyctipithecus vociferans eine Höhle im Stirnbein auf, die »am Dach der Nasenhöhle, zwischen Lamina cribrosa und Sphenoid« einmündet, und diese Lage der Öffnung zeigt zur Genüge die Homologie der Höhlen bei Cebus und Nyctipithecus.

Bezüglich der Pneumaticität schließt sich der Mensch an den Typus eines großen Säugethiers im Allgemeinen sehr eng an. Außer dem Sinus maxillaris findet sich ein System von pneumatischen Höhlen, durch Ausstülpungen der Schleimhaut von den Zwischenräumen zwischen den Basallamellen entwickelt; aber während man

bei den Säugethieren nur in seltenen Fällen mehrere von einem Zwischenraume entspringende pneumatische Räume findet, ist dies die Regel beim Menschen. Die Systeme sind außerordentlich großen individuellen Variationen unterworfen, sowohl bezüglich der gesammten Zahl der Höhlen als auch der Zahl von den von jedem Zwischenraume entspringenden Höhlen. Die Lage der Öffnungen in den Zwischenräumen ist ganz regellos, und dies in Verbindung mit dem fast vollständigen Mangel von Ektoturbinalien und mit den Reduktionsphänomenen bei der Entwicklung der Endoturbinalien erschwert im allerhöchsten Maße die Fixirung der Lage jeder Öffnung, und dadurch außerdem eine eventuelle Homologisirung der einzelnen pneumatischen Höhlen. Der Umfang jeder Höhle ist in der Regel sehr gering, und nur einzelne erreichen eine bedeutendere Größe, indem sie sich ins Stirnbein hinauf verlängern, aber sowohl die Zahl dieser »frontalen« Höhlen als auch die Lage ihrer Öffnungen zeigen sehr bedeutende individuelle Variationen, und alle Verfasser[1] stimmen auch darin überein, dass die Öffnung des »Sinus frontalis« sich nicht an einer bestimmten Stelle findet, d. h. die Pneumatisation des Stirnbeins wird nicht durch die Ausbreitung einer bestimmten pneumatischen Höhle dargestellt. Das erste Ektoturbinale (Bulla) ist in der Regel pneumatisch, aber die Pneumatisation kommt in den einzelnen Fällen durch sehr verschiedene Höhlen zu Stande.

Nach den Darstellungen über die Pneumaticität beim Menschen in den verschiedenen Lehrbüchern werden die von der Regio olfactoria entwickelten pneumatischen Räume in zwei Gruppen getheilt: Cellulae ethmoidales und Sinus frontalis (oder Sinus frontales, wenn das Stirnbein mehrere Höhlen enthält). Das Resultat unserer Untersuchungen zeigt ganz entschieden, dass sowohl dieser Eintheilung als auch den zugehörigen Terminis jede wissenschaftliche Begründung in komparativ-anatomischer Rücksicht fehlt: Cellulae ethmoidales sind echte pneumatische Räume und daher als Sinus zu bezeichnen. Die Bezeichnung »Sinus frontalis« giebt keinen pneumatischen Raum von bestimmtem morphologischem Werth an, d. h. **Sinus frontalis ist eine Cellula ethmoidalis**[2], die sich nur durch ihre Ausbreitung im Stirnbein

[1] Vgl. außer den citirten Handbüchern noch ZUCKERKANDL (11, I. pag. 166), SEYDEL (2, pag. 47), HARTMANN (14, pag. 150), KILLIAN (15, I. pag. 40).

[2] Diese Auffassung vom Sinus frontalis habe ich nur bei STEINER (10, pag. 154) mittels embryologischer Untersuchungen bestimmt ausgesprochen ge-

auszeichnet, aber die Vergleichung mit den Säugethieren lehrt, dass der Typus eines pneumatischen Raumes nicht durch den zufälligen Knochen, in welchem er sich ausbreitet, sondern durch die Stelle der Nasenhöhlenwand, aus welcher er sich entwickelt hat, bestimmt wird. Unter den in der Litteratur erwähnten zahlreichen Variationen betreffs der Ausbreitung des Sinus frontalis werden wir hier nur eine einzige besprechen, theils weil sie die anatomischen Verfasser ganz besonders zu interessiren scheint, theils (und namentlich) weil man nur mittels der vorliegenden Untersuchungen die rechte Auffassung derselben bekommt: es finden sich Fälle[1], in welchen eine oder mehrere Cellulae ethmoidales sich in den Sinus frontalis hineinwölben; diese Auffassung ist in der Wirklichkeit ganz fehlerhaft, denn diese Fälle zeigen nur das für die Säugethiere charakteristische Bild eines Systems von pneumatischen Höhlen.

Bei Cebus, bei den Anthropoiden und beim Menschen findet sich im Körper des Sphenoids ein Raum, »Sinus sphenoidalis«, der nach unten und theilweise nach vorn vom Ossiculum Bertini begrenzt wird. Nach Zuckerkandl (1, pag. 83) ist dieser Sinus der Verlängerung homolog, welche Regio olfactoria bei den Säugethieren in den Körper des Präsphenoids hinein sendet, während Ossiculum Bertini der Lamina transversalis der Säuger entspricht, und wenn diese Verlängerung bei den Primaten scheinbar mit dem Charakter eines pneumatischen Raums auftritt, ist dieses Verhalten auf die Veränderungen zurückzuführen, welchen das Riechorgan und die Basis cranii unterworfen gewesen sind: durch die Reduktion des Siebbeins ist der Raum leer geworden, und durch die Verkürzung des Präsphenoids schließt sich das Ossiculum der unteren und der vorderen Fläche des Keilbeinkörpers dicht an; der ursprünglich hinterste Theil der Nasenhöhle hat sich an die Funktion angepaßt, die einem pneumatischen Raum zukommt.

Die rechte Auffassung dieses Verhaltens wird doch erst mittels embryologischer Untersuchungen erreicht: bei dem ca. vier Monate alten Embryo verlängert sich die Regio olfactoria in den hintersten,

---

finden: »Die erste Anlage der Stirnhöhlen ist in der Anlage des knorpeligen Siebbeinlabyrinthes gegeben. Mit der Entwicklung der zelligen Räume des vorderen Siebbeinlabyrinthes beginnt auch die der Stirnhöhlen; denn letztere stellen eben nur die Ausdehnung der vorderen Siebbeinzellen nach oben dar.«

[1] Vgl. z. B. Zuckerkandl (11, I. pag. 165), Steiner (10, pag. 157), Hartmann (14).

dicken Theil der knorpeligen Nasenkapsel hinein in ähnlicher Weise wie bei den Säugethieren, nur dass sowohl die Verlängerung als der hintere Theil der Nasenkapsel beim Menschen viel kürzer als bei den Säugethieren ist. Die Lamina transversalis der Säugethiere und das Ossiculum Bertini beim Menschen — die von selbständigen Ossifikationspunkten verknöchern — bilden die unterste Wand der knorpeligen Nasenkapsel[1], welche die Regio olfactoria von dem darunterliegenden Theil der Regio respiratoria abgrenzt. Sekundär, d. h. nach theilweiser Resorption der knorpeligen und der verknöcherten Nasenkapsel breitet sich die Verlängerung der Regio olfactoria in den Keilbeinkörper hinein aus, aber während diese Verlängerung[2] bei den Säugethieren ihre Zugehörigkeit zur Regio olfactoria dadurch bekundet, dass sie von den Ethmoturbinalien ausgefüllt ist, wird sie beim Menschen — der Reduktion des Siebbeins zufolge — vom übrigen Theil der Regio olfactoria abgeschnürt und erreicht demnach scheinbar den Charakter eines pneumatischen Raums[3].

III.

Resultate.

Das Siebbein, Ethmoidale, der Säugethiere ist durch die Entwicklung einer Reihe von Falten ausgezeichnet, die von den Wandungen der Nasenkapsel entspringen, indem jede derselben ein von denselben ausgehendes Knochenblatt enthält. Dass Faltungen der Schleimhaut in der Riechregion auftreten, ist ein alter Befund; schon bei den Amphibien finden sich Spuren einer Faltenbildung, aber erst

---

[1] Es muss erinnert werden, dass der hinterste Theil der knorpeligen Nasenkapsel, welche die Verlängerung der Regio olfactoria beherbergt, ursprünglich sowohl beim Menschen als bei den Säugethieren vollständig ossificirt; später treten Resorptionsprocesse auf, die beim Menschen eine so große Ausdehnung erreichen, dass nur die unterste Wand der Nasenkapsel zurückbleibt und das Ossiculum Bertini beim Menschen bildet (vgl. Toldt, Osteolog. Mittheilungen. Lotos. 1882. Bd. III—IV, nach Zuckerkandl, 1, pag. 86 citirt).

[2] Beim Hunde ist die Schleimhaut dieser Verlängerung mit Sinnesepithel bekleidet.

[3] Während die Anlage des »Sinus sphenoidalis« beim Menschen sich ursprünglich als die erwähnte Verlängerung der Regio olfactoria zeigt, die nach vorn unmittelbar in die Nasenhöhle übergeht, werden die pneumatischen Räume sowohl beim Menschen als bei den Säugethieren aus kleinen abgegrenzten Schleimhautausstülpungen entwickelt, die mit der Nasenhöhle durch scharf begrenzte Öffnungen in Verbindung stehen.

bei den Reptilien tritt eine solche Falte als ein typisches Gebilde auf, die sogenannte Concha, die bei einzelnen Formen (den Krokodilen) eine sehr komplicirte Gestalt besitzt. Bei den Krokodilen ist das Verhalten noch dadurch komplicirter geworden, dass außer der Concha eine Hervorwölbung der Wand der Riechregion, der sogenannte Riechhügel, sich findet. Die Concha der Reptilien entspricht bekanntlich der mittleren Muschel der Vögel und dem Maxilloturbinale der Säugethiere (Gegenbaur), während der Riechhügel der Vögel dem der Krokodile homolog ist. Bei den Reptilien bekundet die Concha ihre Zugehörigkeit zur Riechregion dadurch, dass sie jedenfalls an ihrer oberen Fläche mit Sinnesepithel versehen ist, dient aber außer der Oberflächenvergrößerung noch zur Regulirung des Respirationsstromes. Bei den Säugethieren ist das Verhalten ein anderes; das Maxilloturbinale, das mit der großen Entfaltung des respiratorischen Theils der Nasenhöhle nach vorn verschoben worden ist, liegt nun ganz in der Regio respiratoria vor der Regio olfactoria und hat damit seine direkte Bedeutung für das Geruchsorgan eingebüßt; in der Riechregion hat sich dann eine Reihe von Falten, die Ethmoturbinalien, ausgebildet, die den Säugethieren eigenthümliche und selbständige Bildungen sind. Die Ursache dieser Faltenbildung bei den Säugethieren ist noch sehr dunkel, denn sie wird durch eine einfache Oberflächenvergrößerung bei Weitem nicht befriedigend erklärt; die bei vielen Säugern außerordentlich komplicirten Formen der Riechwülste in Verbindung mit dem Verhalten, dass recht beträchtliche Theile der oberen Riechwülste in dem respiratorischen Theil der Nasenhöhle liegen, deuten darauf hin, dass noch andere, unbekannte Momente bei der Faltenbildung im Siebbein der Säugethiere maßgebend gewesen sind.

Wenn wir die Bestandtheile des Siebbeins einer eingehenden Prüfung unterwerfen, so geht es aus den Untersuchungen klar hervor, dass man die Endoturbinalien und die Ektoturbinalien streng aus einander halten muss; sie repräsentiren Bildungen von sehr verschiedenem, morphologischem Werth.

Was die Endoturbinalien anlangt, so haben wir schon im ersten Theil dieser Arbeit näher erörtert, dass bei den Marsupialiern ein bestimmt ausgesprochener Typus sich findet, durch fünf Endoturbinalien mit fünf Riechwülsten ausgezeichnet, die von der oberen und seitlichen Wand der Nasenkapsel entwickelt werden, während das Siebbein der Monotremen bei Weitem nicht typisch ist; es stellt im Gegensatz ein Paar extreme Grade der Umformung des Siebbeins bei den Säugethieren dar: bei Ornithorhynchus ein an

das Leben im Wasser angepasstes, stark reducirtes — bei Echidna ein hoch entwickeltes und sehr komplicirt gebautes Siebbein.

Betrachten wir nun die placentalen Säugethiere, dann findet man bei den Insectivoren — den primitivsten unter den jetztlebenden Placentaliern — einen konstanten Typus, nämlich ein Siebbein durch vier von der oberen und seitlichen Wand der Nasenkapsel entwickelte Endoturbinalien ausgezeichnet, die mit fünf Riechwülsten versehen sind, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich in zwei Blätter spaltet, von denen jedes einen Riechwulst bildet; nur bei Galeopithecus ist die Zahl der Riechwülste auf sechs vermehrt worden, indem nicht allein die Basallamelle des zweiten sondern auch die des vierten Endoturbinale sich jede in zwei Blätter spalten mit Bildung einer entsprechenden Zahl von Riechwülsten. Hyrax, Chiropteren, Carnivoren, Nager und Prosimier schließen sich — den Typus betreffend — sehr eng an den Insectivorentypus an, und die bei einzelnen Arten auftretenden Abweichungen sind von dem Typus sehr leicht ableitbar. Unter den beiden untersuchten Chiropteren schließt sich Pteropus an die Insectivoren sehr eng an, nur mit dem Unterschied, dass Nasoturbinale (besonders sein nasaler Theil, Marsupium) reducirt worden ist, während das Siebbein bei Vesperugo nur vier Riechwülste besitzt, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale sich nicht theilt, d. h. der dritte Riechwulst der Insectivoren fehlt der Vesperugo. Innerhalb der Carnivoren findet sich der Typus bei der Hundefamilie, bei den Viverriden und bei der Hyänen- und Katzenfamilie vollständig ausgesprochen, während die Zahl der Riechwülste beim Bären (7) und bei den Musteliden (6—7) durch Spaltung der Basallamelle des vierten Endoturbinale in zwei oder drei Blätter mit Bildung einer entsprechenden Zahl von Riechwülsten vergrößert worden ist; bei den Subursiden ist die Spaltung dieser Basallamelle vollständig geworden und die Zahl der Endoturbinalien dadurch auf sechs vermehrt, d. h. viertes + fünftes + sechstes Endoturbinale der Subursiden entsprechen dem vierten der übrigen Raubthiere. Nach den analogen Verhältnissen bei den Raubthieren zu urtheilen, ist es wahrscheinlich, dass die Zahl der Endoturbinalien und ihrer Riechwülste (fünf Endoturbinalien mit sechs Riechwülsten) bei den Pinnipedien durch vollständige Spaltung des vierten Endoturbinale der Carnivoren entstanden ist. Die Mehrzahl der Nager schließt sich an den Insectivorentypus sehr eng an, und nur Hystrix bildet eine Ausnahme, indem ihr Siebbein fünf Endoturbinalien mit

sechs Riechwülsten enthält; hier handelt es sich möglicherweise ebenfalls um eine vollständige Spaltung des vierten Endoturbinale.

Das Siebbein der erwähnten placentalen Säugethierordnungen tritt also mit einem konstanten, gemeinsamen Typus auf, der nur bei einzelnen Arten innerhalb sehr verschiedener Familien specielle Differenzirungen zeigt, welche theils durch Reduktion, theils durch Spaltung von Basallamellen entstanden sind; bei einigen Arten ist diese Spaltung unvollständig und führt eine Vermehrung der Zahl der Riechwülste mit sich, während die Spaltung bei anderen vollständig wird, wodurch die Zahl der Endoturbinalien sich vergrößert.

Bei den Ungulaten[1], den Proboscidien[1] und den Edentaten treten komplicirtere Verhältnisse auf, die das Siebbein dieser Ordnungen bedeutend von dem ursprünglichen entfernen; die Zahl der Endoturbinalien ist vergrößert worden (bis auf 8). Innerhalb der Ungulaten finden sich verschiedene Formen; das Siebbein der Wiederkäuer nähert sich der geringsten Zahl von Endoturbinalien wegen dem ursprünglichen Zustande am meisten, und vergegenwärtigen wir uns die bei den schon erwähnten Ordnungen auftretenden analogen Verhältnisse, so dürfen wir annehmen, dass das fünfte Endoturbinale der Wiederkäuer durch vollständige Spaltung des ursprünglich vierten entstanden ist. Nur bei der Ziege ist diese Spaltung unvollständig und die Zahl der Endoturbinalien dadurch auf vier reducirt worden (die Zahl der Riechwülste ist unverändert sechs); dieses Verhalten ist in der Weise aufzufassen, dass das vierte und fünfte Endoturbinale der übrigen Wiederkäuer am Ursprung von der Siebplatte mit einander verschmolzen sind. Bei den Perissodaktylen und bei der Schweinegruppe ist das Siebbein noch mehr komplicirt worden, zeigt aber innerhalb beider Gruppen eine zunehmende Differenzirung durch vollständige oder unvollständige Spaltungen der Basallamellen und eine dadurch entstandene Vergrößerung der Zahl respektive der Endoturbinalien oder der Riechwülste; dieses Verhalten haben wir schon früher[1] sowohl in der Reihe: Pferd — Rhinoceros — Tapir als auch beim Schwein und Dicotyles näher erläutert. Bei den verschiedenen Gruppen der Edentaten zeigt das Siebbein bedeutende Abweichungen, aber innerhalb der Myrmecophagidae finden sich Verhältnisse, die denen der Ungulaten ganz analog sind. Alle diese Verhältnisse können kaum in anderer Weise aufgefasst werden, als dass die größere Zahl von Endoturbinalien durch vollständige

[1] Vgl. »Über die Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren.« II.

Spaltungen der Basallamellen einer ursprünglich kleineren Zahl entstanden ist, so dass man auch für diese Ordnungen eine Anknüpfung an die Insectivoren annehmen kann.

Bei den Primaten findet sich ein durch die abnehmende Dignität des Geruchsorgans sehr stark reducirtes Siebbein, welches indessen ohne Schwierigkeit von dem der Prosimier abgeleitet wird; die Zahl der Endoturbinalien ist stark verkleinert worden und bietet bei mehreren Arten bedeutende Variationen dar.

Aus dem Obenstehenden geht es klar hervor, dass das Siebbein der placentalen Säugethiere bezüglich der Endoturbinalien aus einem Typus ableitbar ist, der sich bei den Insectivoren findet; aber die Untersuchung über die Insectivoren zeigte indessen, dass die Spaltung des zweiten Endoturbinale nach und nach an Tiefe zunahm, so dass das am Ursprung von der Siebplatte einheitliche zweite Endoturbinale zuletzt in zwei, an der Seitenplatte selbständig angeheftete Basallamellen getheilt wurde: im vorderen Theil des Siebbeins der Insectivoren finden sich fünf von der oberen und seitlichen Wand der Nasenkapsel entspringende Falten, die sich in allen Verhältnissen an die der Marsupialier sehr eng anschließen. Unsere Untersuchungen geben daher folgendes Schlussresultat: bezüglich der Endoturbinalien lässt sich das Siebbein der Säugethiere auf eine gemeinsame Stammform zurückführen, die mit fünf Endoturbinalien versehen ist, und der Typus dieses Siebbeins findet sich unter den jetzt lebenden Säugethieren bei den Marsupialiern; das Verhältnis zwischen den Beutlern und den Insectivoren ist demnach das folgende: zweites und drittes Endoturbinale der Marsupialier sind am Ursprung von der Siebplatte zusammengeschmolzen, oder das zweite Endoturbinale der Insectivoren ist dem zweiten + dem dritten der Marsupialier homolog, und die Riechwülste sind nach der Nummer einander homolog. Die übrigen placentalen Säugethiere betreffend bieten sich keine Schwierigkeiten dar betreffs des Homologisirens der einzelnen Endoturbinalien bei Hyrax, Chiropteren, Carnivoren, Pinnipedien, Nagern, Prosimiern und Wiederkäuern, während bei den anderen Ordnungen so bedeutende Differenzirungen auftreten, dass ein specielles Homologisiren, auf das untersuchte Material gestützt, nicht in allen Fällen durchführbar ist; wir dürfen nur schließen, dass die größere Zahl von Endoturbinalien durch vollständige Spaltungen der ursprünglichen fünf entstanden sind.

Nachdem wir im Obenstehenden gesehen haben, dass das Siebbein bei den Beutlern und den Placentaliern aus einer gemeinsamen Stammform mit fünf Endoturbinalien ableitbar ist, und dass außerdem bei zahlreichen Arten innerhalb sehr verschiedener Ordnungen Differenzirungen auftreten, die nur als Ausdrücke für die Anpassung des Siebbeins an die Lebensweise aufgefasst werden können, so scheint es berechtigt anzunehmen, dass das Siebbein bei den jetzt lebenden Monotremen ein Paar Differenzirungszustände aus einer ursprünglichen Form zeigt, die wahrscheinlich ebenfalls fünf Endoturbinalien besessen hat.

Im zweiten Theil dieser Arbeit haben wir Gelegenheit dazu gehabt einige Fälle von dem Vorkommen von sieben Riechwülsten beim Rinde kurz zu erwähnen, die dadurch entstanden waren, dass das vierte Ektoturbinale sich zwischen erstem und zweitem Endoturbinale hineingeschoben hatte, d. h. die Zahl der Endoturbinalien wurde durch Hervorwachsen eines Ektoturbinale vergrößert, und wir haben schon dort darauf aufmerksam gemacht, dass dieses Verhalten bedeutendes Interesse darbietet, indem die Homologie der Endoturbinalien dadurch großem Zweifel unterliegen konnte. Jetzt dagegen bietet die Auffassung dieser Fälle keine Schwierigkeit dar, denn die Untersuchungen haben gezeigt, dass das Siebbein der Säugethiere sich auf eine gemeinsame Stammform mit fünf Endoturbinalien zurückführen lässt, aus welcher die mit mehreren Endoturbinalien versehenen Formen durch vollständige Spaltungen der ursprünglichen Basallamellen entstanden sind, und wenn man außerdem erwägt, dass diese Fälle überhaupt nur beim Rinde auftraten, während keins der übrigen untersuchten Säugethiere (deren Anzahl recht bedeutend gewesen ist) die geringste Spur eines ähnlichen Verhältnisses zeigte, dann erübrigt nur die Auffassung, dass diese Fälle einen für das Rind selbständigen Neuerwerb bilden.

Außer den Endoturbinalien enthält das Siebbein der Säugethiere konstant noch eine Reihe von Falten, die Ektoturbinalien, aber diese bieten innerhalb der einzelnen Ordnungen selbst zwischen nahe verwandten Arten so wesentliche Verschiedenheiten dar, dass sie sich nicht — wie die Endoturbinalien — auf eine gemeinsame Stammform zurückführen lassen. Bei den Marsupialiern, Insectivoren, Hyrax und Chiropteren findet sich nur eine einzige, an Zahl sehr geringe Reihe, während die Ektoturbinalien bei den Ungulaten, Proboscideu, Carnivoren, Pinnipedien, Edentaten und Nagern an Zahl bedeutend vergrößert und demgemäß in zwei Reihen geordnet sind.

Bei den einzelnen Ordnungen findet sich eine Mannigfaltigkeit von Formen; die Zahl der Ektoturbinalien variirt bedeutend, nicht allein innerhalb der Ordnungen, sondern auch innerhalb der Unterordnungen und Familien, ja selbst bei der einzelnen Art ist sie nicht konstant, und die Anordnung der beiden Reihen tritt in der regellosesten Weise auf. Bei Echidna findet sich eine bedeutende, in einer medialen und lateralen Reihe angeordnete Zahl von Ektoturbinalien, während sie bei Ornithorhynchus vollständig reducirt worden sind; bei den Prosimiern sind die Ektoturbinalien stark rückgebildet worden und fehlen den meisten Primaten. Alle diese Verhältnisse zeigen zur Genüge, dass die Ektoturbinalien Bildungen repräsentiren, die an die Anpassung des Siebbeins sehr genau angeknüpft sind.

Das Resultat unserer Untersuchungen über die Morphologie des Siebbeins bei den Säugethieren können wir demnach in folgenden Sätzen formuliren:

Das Ethmoturbinale bildet die Basis einer Homologisirung der einzelnen Bestandtheile des Siebbeins. Die Riechwülste sind variable Differenzirungsprodukte.

Die Endoturbinalien sind homologe Bildungen, und der Typus des Siebbeins bei den jetztlebenden Säugethieren ist ein solches, welches fünf Endoturbinalien besitzt, und dessen Vertreter sich bei den Marsupialiern findet.

Eine Vermehrung der Zahl der Endoturbinalien kommt durch vollständige Spaltungen der Basallamellen zu Stande — eine Verminderung durch Zusammenschmelzung der Basallamellen oder durch eine Reduktion, indem die Endoturbinalien nicht zur Ausbildung gelangen. Durch unvollständige Spaltungen der Basallamellen vermehrt sich die Zahl der Riechwülste.

Die Ektoturbinalien sind analoge Bildungen, den speciellen Verhältnissen gemäß ausgebildet, unter denen das Siebbein der einzelnen Art sich entwickelt hat.

Das Siebbein — und das Riechorgan im Ganzen — besitzt nur eine untergeordnete Bedeutung in phylogenetischer Beziehung; es ist ein Organ, das sich durch ein sehr großes Anpassungsvermögen auszeichnet.

In dem Folgenden werden wir die Morphologie der Pneumaticität des Säugethierschädels einer näheren Betrachtung unterwerfen.

Schon früher (im ersten Theil dieser Arbeit) haben wir Gelegenheit dazu gehabt die Untersuchungen über die Monotremen und Marsupialier darzustellen, aus denen es hervorging, dass die pneumatischen Höhlen den Monotremen noch fehlen, während sie unter den untersuchten Marsupialiern nur bei einer einzelnen Form als eine ihr selbständige Bildung vorhanden waren (Phascolarctus).

Bei den placentalen Säugethieren findet sich eine Pneumaticität des Schädels in einer für diese Gruppe der Säugethiere eigenthümlichen Weise entwickelt:

Die pneumatischen Höhlen werden von sehr verschiedenen Stellen der Nasenhöhle aus entwickelt, namentlich von der Regio olfactoria.

Unter allen von der Nasenhöhle aus entwickelten pneumatischen Höhlen zeichnet sich eine, die Kieferhöhle, durch ihr konstantes Vorkommen aus: die Kieferhöhle, **Sinus maxillaris**, ist eine den placentalen Säugern typische Bildung, die von der Nasenhöhle aus unmittelbar vor dem Siebbein entwickelt wird; die Einmündungsöffnung der Kieferhöhle wird nach hinten durch den Vorderrand der Seitenplatte, nach vorn durch die Verlängerung des Nasoturbinale begrenzt. Die Kieferhöhlenbildung ist die bei den primitivsten Placentaliern, den Insectivoren, auftretende Form von Pneumaticität und findet sich konstant bei den übrigen Ordnungen, ausgenommen bei den Pinnipedien[1]; sie fehlt nur ganz wenigen Arten innerhalb sehr verschiedener Ordnungen, und das Fehlen ist für die einzelnen Fälle in besonderen Ursachen zu suchen: in einigen Fällen handelt es sich um sehr kleine Arten (Sorex, Vesperugo), und der Mangel der Kieferhöhle steht hier sicher im Verhältnisse zur geringen Größe des Thieres[2]; in anderen Fällen z. B. bei Choloepus ist die Kieferhöhle durch einen von der Mitte des mittleren Nasenganges aus entwickelten pneumatischen Raum ersetzt

[1] Wegen Mangels an Material habe ich weder die Cetaceen noch die Sirenen untersucht; den Cetaceen fehlen bekanntlich pneumatische Räume.

[2] Es ist vielleicht zweifelhaft, ob der Mangel an Kieferhöhle bei Sorex ausschließlich durch die geringe Größe des Thieres hervorgerufen ist; die ansehnliche Drüsenmasse, die in der Schleimhaut des mittleren Nasenganges lagert, ist an dem Verluste der Kieferhöhle möglicherweise auch Schuld. Diese Drüse, die sich durch die ganze Höhe des Nasenganges ausbreitet und außerdem Verlängerungen ins erste und zweite Endoturbinale hineinschickt, wölbt den Oberkiefer stark nach außen vor.

worden. Bei den beiden untersuchten Arvicola-Arten findet sich ein sehr eigenthümliches Verhalten: Arvicola glareola schließt sich, was die Kieferhöhle anbelangt, an die Hausmaus sehr eng an; Arvicola agrestis dagegen hat die Kieferhöhle verloren, und die Ursache ist in den dem Schädel der Arvicolinen eigenthümlichen Bauverhältnissen zu suchen, die eben bei Arvicola agrestis am meisten ausgeprägt sind; die langen und ansehnlichen, wurzellosen Backenzähne füllen den ganzen Körper des Oberkiefers aus und haben die Entfaltung der Kieferhöhle verhindert[1]. Schließlich fehlt die Kieferhöhle dem Semnopithecus entellus, und die Ursache dazu ist räthselhaft; bei nahe verwandten Arten findet sich eine gut entwickelte Kieferhöhle[2]. Die Pinnipedien haben nicht nur die Kieferhöhle, sondern pneumatische Räume im Ganzen verloren; der Verlust der Kieferhöhle steht wahrscheinlich mit der mächtigen Entfaltung des Maxilloturbinale in Verbindung, durch welche die Nasenhöhle und die Kiefer-Nasenregion des Schädels ihren bedeutenden Umfang erreichen.

Die Kieferhöhle liegt im Oberkiefer, verlängert sich aber bei den meisten Placentaliern außerdem in mehrere Knochen des Schädels ein (Jugale, Palatinum, Lacrymale, Nasale, Frontale, Prä- und Basisphenoid); bei einigen Arten (z. B. bei Hyrax, beim Pferde, bei Rhinoceros, Coelogenys etc.) findet nur der geringste Theil der Ausbreitung der Kieferhöhle im Oberkiefer statt, und bei einzelnen (Dicotyles, Hippopotamus, Cynaelurus, Hystrix) breitet sie sich in diesem Knochen gar nicht aus.

Während die Pneumaticität des Schädels bei den Insectivoren und Chiropteren nur auf die Kieferhöhle beschränkt ist, treten bei den übrigen Ordnungen andere und neue Verhältnisse zu:

Der bedeutendste Theil der Pneumaticität bei diesen Ordnungen geht von der Regio olfactoria aus in Form von **Systemen von pneumatischen Räumen**, durch Schleimhautausstülpungen von den Zwischenräumen zwischen den an der oberen und seitlichen Wand des Siebbeins angehefteten Rändern der Basallamellen entwickelt; die Entfaltung dieser Systeme ist daher von den speciellen Verhältnissen des Siebbeins vollständig abhängig. Jedes Siebbein besitzt sein besonderes

---

[1] Über die Details vgl. Winge (17).

[2] Seydel (2, pag. 34) hat bei Semnopithecus nasicus eine stark reducirte Kieferhöhle gefunden, die nur »eine grubige Einsenkung« bildete.

System von pneumatischen Höhlen, d. h. **die Systeme sind in analoger Weise entwickelt, selbständig innerhalb jeder Ordnung.** Vollständige Systeme, d. h. Systeme, in welchen die Zahl der Höhlen der der Ethmoturbinal-Zwischenräume entspricht, kommen beim erwachsenen Säugethiere kaum vor, jedenfalls nur als eine außerordentlich große Seltenheit; in der Regel ist die Zahl der Höhlen viel kleiner als die der Zwischenräume, aber diese Systeme zeichnen sich durch ein sehr bedeutendes, individuelles Variationsvermögen aus, sowohl bezüglich der Zahl als der Nummern der Höhlen, indem nur eine geringe Zahl von bestimmten Höhlen für die einzelne Art konstant ist[1]. — Die Zahl der Höhlen in den Systemen steht in keinem bestimmten Verhältnis zum gesammten Umfang der Pneumaticität (oder zur Größe des Thieres); bei zahlreichen kleinen Formen (z. B. mehreren Carnivoren, Prosimiern, Platyrrhinen) enthalten die Systeme allerdings nur wenige Höhlen (1 bis 2), aber nicht selten findet sich eine bedeutende Zahl (z. B. bei vielen Wiederkäuern); andererseits finden sich große Formen (z. B. Pferd, Hippopotamus, Hydrochoerus), bei welchen die Zahl der Höhlen stark reducirt worden ist. — Die pneumatischen Höhlen jedes Systems sind in ganz bestimmter Weise geordnet: die Ursprungstheile der Höhlen liegen in einer Reihe geordnet, im Fornix die eine Höhle lateral von der anderen, in medialer Orbitalwand, die eine unterhalb der anderen, und bei den Säugethieren, bei denen die Pneumaticität einen bedeutenden Umfang erreicht, findet man die Regio olfactoria mit pneumatischen Räumen von allen Seiten her umgeben, die sich vom Fornix durch die mediale Orbitalwand in die Basis cranii erstrecken. In der ferneren Ausbreitung der Höhlen in den Knochen geht diese regelmäßige Lagerung in der Regel verloren; bei jeder Art finden sich einige konstante Verhältnisse, übrigens aber ist die Ausbreitung großen und außerordentlich häufig vorkommenden individuellen Variationen unterworfen. — Die Höhlen jedes Systems sind von einander vollständig isolirt;

---

[1] Nach den Verhältnissen bei den ausgewachsenen Säugethieren zu urtheilen scheint es, als mache sich ein Wettstreit während der Entfaltung der pneumatischen Höhlen geltend; einige Höhlen breiten sich schnell aus und hemmen dadurch die Entfaltung der Nachbarhöhlen entweder vollständig oder nur theilweise, und im letzten Falle finden sich z. B. die kleinen Taschen, die die Oberfläche des Schädels nicht erreichen (vgl. SEYDEL, 2, pag. 48: »Die Zellen [d. h. Cellulae ethmoidales des Menschen] der verschiedenen Reihen stehen gewissermaßen im Wettkampf mit einander«).

in den schleimhautbekleideten Scheidewänden fanden sich nie Verbindungslöcher zwischen den Höhlen. — Innerhalb der einzelnen Ordnungen finden sich die Systeme in sehr verschiedener Weise ausgeformt oder reducirt, den speciellen Verhältnissen gemäß, unter welchen sich der Schädel der einzelnen Art entwickelt hat.

Außer den von der Regio olfactoria aus entwickelten pneumatischen Räumen finden sich bei einigen Arten innerhalb sehr verschiedener Ordnungen pneumatische Höhlen, die der einzelnen Art oder höchstens einer Gruppe von nahe verwandten Arten eigenthümliche Bildungen sind und von sehr verschiedenen Punkten der Nasenhöhle oder vom Schlundkopf aus entwickelt werden. Bei den Perissodactylen findet sich der Sinus malaris, der in den mittleren Nasengang, dicht vor der Kieferhöhlenmündung, einmündet; bei Dicotyles haben wir die eigenthümliche Pneumatisation der Nasenscheidewand und der Gaumenfläche erwähnt; der Elefant zeichnete sich durch eine besondere, in den unteren Nasengang einmündende Höhle aus; bei Choloepus findet sich eine vom mittleren Nasengange aus entwickelte, besondere pneumatische Höhle, während bei Cebus ein ihm specieller Raum aus dem obersten Theil der Nasenhöhle ausgebildet ist, und schließlich finden sich bei Hystrix, Tamandua und Choloepus die eigenthümlichen, vom Schlundkopf aus entwickelten pneumatischen Höhlen, die sich in den Schädelknochen ausbreiten und bei Hystrix in der unregelmäßigsten Weise zwischen den dem Systeme angehörigen Höhlen hineinschieben.

Bei einzelnen Primaten (bei Cebus, bei den Anthropoiden und beim Menschen) findet das eigenthümliche Verhältnis statt, dass der hinterste Theil der Regio olfactoria abgeschnürt worden ist und sich beim ausgewachsenen Individuum scheinbar als ein pneumatischer Raum darstellt; dieses Verhalten rührt theils von dem sehr stark reducirten Zustande des Geruchsorgans, theils von den dieser Säugethierordnung charakteristischen Umgestaltungen der Basis cranii her.

Der relative Umfang der Pneumaticität ist von der Größe der Art in bestimmter Weise abhängig: je größer die Art, um so größer ist der Umfang, und den kleinsten Arten fehlt die Pneumaticität vollständig; dieser Satz geht aus Vergleichungen innerhalb der einzelnen Ordnungen und Familien sehr deutlich hervor, ja er macht sich selbst innerhalb der Art geltend; in

letzterwähnter Beziehung bietet der Hund das eklatanteste Beispiel von der Abhängigkeit der Pneumaticität von der Größe der Rassen dar. Dieses Resultat wirkt gar nicht befremdend — im Gegentheil, man konnte es vorhersagen; denn wenn man bedenkt, dass der Schädel bei den großen Thieren eine sehr bedeutende Größe haben muss, um Raum für die mächtigen Zähne zu geben, um die nothwendigen Flächen zum Ursprung für Muskeln, Hornbildungen herzustellen etc., wird es ersichtlich, welche kolossalen Knochenmassen erforderlich wären, um diese Bildungen zu umgeben oder zu tragen, aber dann tritt die Lufthöhlenbildung auf und verleiht dem Schädel durch ihre mächtige Entfaltung die gehörige Form und Größe, von einem bedeutenden Ersparen des Knochenmaterials begleitet. Ein weiteres Moment ist in der relativ sehr großen Oberfläche des kleinen Thiers zu suchen; den Schädel betreffend, spricht sich dieses Verhältnis in der Gehirnkapsel am stärksten aus, indem dieser Schädeltheil beim kleinen Thier seinen großen Umfang der relativ sehr bedeutenden Größe des Gehirns verdankt und daher keine Pneumatisation nöthig hat. Es ist in diesem Zusammenhange auch bemerkenswerth, dass die älteste Form der Pneumaticität bei den placentalen Säugethieren die Kieferhöhlenbildung bei den Insectivoren ist; eine Pneumatisation der Gehirnkapsel bei diesen kleinen Formen ist nicht erforderlich, während dagegen die Differenzirungen der Backenzähne Umgestaltungen der Kieferregion des Schädels hervorrufen, bei deren Zustandekommen die Entwicklung einer pneumatischen Höhle betheiligt ist. Die Abhängigkeit der Pneumaticität von der Größe des Thieres spiegelt sich auch in der Entwicklung des Individuums ab und bekundet sich durch den außerordentlich geringen Umfang, den die pneumatischen Höhlen beim ganz jungen Thiere besitzen.

Dass sich Ausnahmen von dieser Regel finden, war nur zu erwarten, und sie werden leicht durch Berücksichtigung der allgemeinen Bedeutung der Pneumaticität erklärt: Die Entwicklung der pneumatischen Höhlen im Schädel der Säugethiere ist eine einfache Pneumatisation, d. h. ein Process, durch welchen der Schädel in der für die Art charakteristischen Weise ausgeformt wird, von dem größten Ersparen des Knochenmaterials begleitet, und diese Ausformung ist ein einfaches Resultat der Anpassung. Dies tritt klar hervor durch einen Überblick über die kolossale Mannigfaltigkeit von Formen, mit welchen die Pneumaticität des Schädels bei den placentalen Säugethieren auftritt — in vielen Fällen Formen, die einer einzigen Art oder

höchstens einer Gruppe von nahe verwandten Arten eigenthümlich sind. Wenn daher ein Verfasser die Bedeutung der Pneumaticität darin sucht: den nöthigen Raum für die großen Zähne zu geben — ein anderer darin: die erforderlichen Flächen für Muskelinsertionen herzustellen — während ein dritter die Pneumaticität mit der Entwicklung der Angriffs- und Vertheidigungsmittel auf dem Kopfe in Verbindung setzt etc., dann sind alle diese Auffassungen nur einseitige Betrachtungen über die specielle Bedeutung der Pneumaticität. Die Pneumaticität stellt das Gesammtresultat der Einwirkung aller dieser Faktoren dar. Hierdurch wird es verständlich, dass der Schädel einer großen Säugethierform sich sehr gut in der charakteristischen Weise vermittels einer nur gering entwickelten Pneumaticität, ja selbst ohne die Hilfe derselben entwickeln kann, während das entgegengesetzte bei einer kleinen Form stattfinden kann. Das erstgenannte Verhalten kam bei Hippopotamus und bei den Pinnipedien vor; betreffs der Pinnipedien haben wir erwähnt, dass die starke Entwicklung des respiratorischen Theils der Nasenhöhle (der mächtigen Entwicklung des Maxilloturbinale zufolge) den Verlust der Kieferhöhle hervorgerufen hatte, und Hippopotamus anbelangend, haben wir schon im zweiten Theil der Arbeit näher erläutert, auf welche Weise der sehr geringe Umfang der Pneumaticität mit der Entwicklung der besonderen, von den Schweinen sehr abweichenden Form des Schädels in Verbindung steht. Andererseits haben wir gesehen, wie die mächtige Entwicklung des Geruchsorgans in Verbindung mit der durch die stark reducirte Zahl der Zähne sehr verkürzte Kieferpartie bei den Katzen und theilweise bei Arctitis Umgestaltungen der Kiefer-Nasenregion des Schädels mit sich führte, die wiederum von Änderungen des angrenzenden Theils der Gehirnkapsel begleitet waren, welche durch eine im Verhältnisse zur Größe des Thieres sehr bedeutende Entfaltung der pneumatischen Räume bedingt wurden.

Bezüglich der speciellen Bedeutung der Pneumaticität werden wir hier nur daran erinnern, dass die pneumatischen Höhlen bei zahlreichen Säugethieren für die Ausformung der Ethmoturbinalien eine Rolle spielen.

Bei einzelnen Säugethieren (Hyrax, Carnivoren) erstrecken sich Theile des Siebbeins in die pneumatischen Höhlen hinein, aber dieses Verhalten ist ein sekundäres und giebt keine Abhängigkeit zwischen der Entwicklung der pneumatischen Räume und dem Zustande des Siebbeins an. Die Behauptung Zuckerkandl's (1, pag. 107): »dass

den pneumatischen Räumen die Aufgabe zufällt, einzelne Theile des bei den Osmatikern mächtig entwickelten Geruchsorgans aufzunehmen«, ist irrthümlich.

Die Hauptresultate unserer Untersuchungen über die Morphologie der Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren können wir dann in folgenden Sätzen zusammenfassen:

Eine Homologisirung der pneumatischen Höhlen im Schädel der Säugethiere kann nur auf Grund der Lage ihrer Einmündungsöffnungen begründet werden, d. h. der Stellen der Nasenhöhlenwand, aus welchen die Höhlen entwickelt werden. Die Ausbreitung der Höhlen in den Schädelknochen hat für die Homologisirung keine Bedeutung.

Die Bezeichnungen »Sinus frontalis« und »Sinus sphenoidalis« sind als wissenschaftliche komparativ-anatomische Termini nicht berechtigt; sie geben keine pneumatischen Höhlen von bestimmtem morphologischem Werth an.

Die Bezeichnung »Sinus sphenoidalis« für den im Körper des Sphenoids bei mehreren Primaten anwesenden Raum ist nicht adäquat; dieser Raum ist keine pneumatische Höhle, sondern nur der hinterste, sekundär abgeschnürte Theil der ursprünglichen Nasenhöhle, der Verlängerung homolog, die die Regio olfactoria der Säugethiere in den Körper des Präsphenoids hineinsendet.

Dem Schädel der Monotremen fehlen noch pneumatische Höhlen; zwischen den untersuchten Marsupialiern finden sich solche nur bei einer einzelnen Form als eine für diese selbständige Bildung (Phascolarctus).

Den placentalen Säugethieren eigenthümlich ist eine von der Nasenhöhle aus in folgender Weise entwickelte Pneumaticität der Schädelknochen:

Die Kieferhöhle, Sinus maxillaris, ist ein den placentalen Säugern typischer pneumatischer Raum, der vom mittleren Nasengang (oberhalb des Maxilloturbinale) unmittelbar vor dem Siebbein, am Vorderrande der Seitenplatte entwickelt wird; sie bildet die ursprünglichste Form der Pneumaticität bei den Placentaliern.

Mit der zunehmenden Größe der Arten ist später —

selbständig innerhalb jeder Ordnung — eine Pneumatisation entstanden in Form von Systemen von pneumatischen Höhlen, die in analoger Weise von der Regio olfactoria aus durch Schleimhautausstülpungen von den Zwischenräumen zwischen den Basallamellen der Ethmoturbinalien entwickelt werden.

Schließlich treten bei einzelnen Arten innerhalb sehr verschiedener Ordnungen — als ihnen selbständige Bildungen — pneumatische Höhlen auf, von verschiedenen Stellen der Nasenhöhle oder vom Schlundkopf aus entwickelt.

Der Umfang der Pneumaticität steht im direkten Verhältnisse zur Größe des Thieres.

Die Bedeutung der Pneumaticität im Allgemeinen ist in der durch die Anpassung bedingten Ausformung des Schädels zu suchen.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer, Herrn Lektor Dr. Boas für die vielfache, wesentliche Unterstützung, die er meiner Arbeit hat zu Theil werden lassen, meinen besten und herzlichsten Dank auszusprechen[1].

Litteraturverzeichnis.

1) Zuckerkandl, Das periphere Geruchsorgan der Säugethiere. 1887.
2) Seydel, Über die Nasenhöhle der höheren Säugethiere und des Menschen. 1891.
3) Harrison-Allen, On a revision of the ethmoid bone in the Mammalia, with special reference to the description of this bone and of the sense of smelling in the cheiroptera. Bulletin of the Museum of comparative zoology at Harvard College. Cambridge. Vol. X. 1882—1883.
4) Ellenberger und Mueller, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Hausthiere. 8. Aufl. 1896.

[1] Die in dieser Zeitschrift in drei Theilen veröffentlichte Arbeit »Über die Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren« ist eine in mehreren Beziehungen geänderte Übersetzung meiner Dissertationsarbeit »Om Pneumaticiteten af Kraniet hos Pattedyrene«, die in Kopenhagen März 1899 erschienen ist.

5) Sussdorf, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Hausthiere. I. 1895.
6) Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. I. 1871.
7) Testut, Traité d'anatomie humaine. 1889—1894.
8) Poirier, Traité d'anatomie humaine.
9) Quain, Elements of anatomy. 10. Edit. 1892—1896.
10) Steiner, Über die Entwicklung der Stirnhöhlen und deren krankhafte Erweiterung durch Ansammlung von Flüssigkeiten. Archiv für klin. Chirurgie. Bd. XIII. 1872.
11) Zuckerkandl, Normale und pathologische Anatomie der Nasenhöhle und ihrer pneumatischen Anhänge. I. 1882. II. 1892.
12) —— Die Siebbeinmuscheln des Menschen. Anatom. Anzeiger. 7. Jahrg. 1892.
13) —— Die Entwicklung des Siebbeins. Verhandlungen der anatom. Gesellsch. Wien 1892.
14) Hartmann, Über die anatomischen Verhältnisse der Stirnhöhle und ihrer Ausmündung. Archiv für klin. Chirurgie. Bd. XLV. 1893.
15) Killian, Zur Anatomie der Nase menschlicher Embryonen. Archiv für Laryngologie und Rhinologie. I. Bd. III. 1895. II. Bd. IV. 1896.
16) Winge, Jordfundne og nulevende Aber (Primates) ved Lagoa Santa. E Museo Lundii. Bd. II. 2. Halvbind. 1895—1896.
17) —— Om grœske Pattedyr, samlede af L. Münter. Med Bemærkninger om Familierne Soricidae, Mustelidae, Muridae og Myoxidae. Videnskab. Meddelelser fra den naturhistor. Forening. Kjöbenhavn 1881.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVII.

Fig. 1. Ein Theil der rechten Hälfte des Kopfes *eines großen Hundes*, von oben gesehen; die pneumatischen Höhlen im Fornix (*1'* und *2'*) sind aufgemeißelt. Im vordersten Theil der Höhle *2'* sieht man das mediale Blatt (×) des dritten Ektoturbinale, im vordersten Theil der Höhle *1'* das (××) des zweiten Ektoturbinale.

Fig. 2. Ein Theil der rechten Hälfte des Kopfes *eines jungen Hundes*, von oben gesehen; die pneumatische Höhle im Stirnbein (*2'*) ist aufgemeißelt. Das mediale Blatt (×) des dritten Ektoturbinale ist eben im Begriffe sich in die Höhle hinaufzufalten.

Fig. 3. Ein Theil der rechten Hälfte des Kopfes *eines jungen Hundes*, von oben gesehen; die pneumatische Höhle im Stirnbein (*2'*) ist aufgemeißelt. Man sieht die »leere« Höhle hinter dem abgerundeten Ende des medialen Blattes des dritten Ektoturbinale liegend (um dieses Verhalten deutlich darzustellen, war es nothwendig, einen Theil der Nasenhöhlendecke abzumeißeln, wodurch der obere Umfang der Öffnung der Höhle verloren ging).

Tafel XXVIII.

Fig. 4. Längsschnitt durch den Schädel von *Tamandua tetradactyla*. Die Nasenscheidewand, der hinterste eingerollte Theil des Nasoturbinale (*nt*) und die Riechwülste sind entfernt. Zwischen den Basallamellen des zweiten bis fünften Endoturbinale (*II—V*) kommen die Ektoturbinalien zum Vorschein (vgl. Textfig. 24 pag. 510). Bei *sm* findet sich die Öffnung des Sinus maxillaris, medial und nach hinten durch einen bogenförmigen Einschnitt im Vorderrande der Seitenplatte, lateral und nach vorn durch die pneumatische Verlängerung des Nasoturbinale begrenzt (die Grenze zwischen seinem ethmoidalen Theil und dem Marsupium ist sehr deutlich). An der lateralen Wand des Schlundkopfes findet sich eine Öffnung ×, die in einen pneumatischen Raum ×× führt. *mt* Maxilloturbinale.

Fig. 5. Schädel von *Dasypus sexcinctus*, schräg von oben gesehen. Der Sinus maxillaris ist aufgemeißelt; am Boden desselben findet sich die Öffnung (×), nach vorn durch die Verlängerung des Nasoturbinale, nach hinten durch die Seitenplatte begrenzt.

Tafel XXIX.

Fig. 6. Längsschnitt durch den Kopf von *Hystrix cristata*; der größte Theil der Nasenscheidewand ist entfernt. Sechs Riechwülste. Nach vorn, unterhalb des Nasoturbinale, kommt das vorderste Ende des Maxilloturbinale zum Vorschein. *V'* pneumatische Höhle in der Basis cranii. Bei *a* und *b* finden sich die Öffnungen der beiden vom obersten Theil des Schlundkopfes entwickelten pneumatischen Höhlen. Bei *c* findet sich die Öffnung der vom vordersten Theil des Schlundkopfes entwickelten Höhle, die die flache Erhöhung × bogenförmig umkreist (vgl. den Text pag. 518 u. flg.).

Fig. 7. Derselbe. Der Rest der Nasenscheidewand, dritter Riechwulst sammt den medialen Flächen des ersten, zweiten, vierten und fünften Riechwulstes sind entfernt worden (am ersten Riechwulst nur theilweise). Der mediale Umfang der Öffnung *a* ist entfernt worden; man sieht die zugehörige Höhle (vgl. *a'* in dem Text pag. 518), die sich durch die Lamina transversalis breitet und Verlängerungen in zweites, viertes und fünftes Endoturbinale sendet; unterhalb des zweiten Endoturbinale breitet sie sich in medialer Orbitalwand aus. Durch die Öffnung *b* ist eine Sonde in die Verlängerung hinaufgeführt, welche die Höhle in das zweite Endoturbinale hineinsendet (vgl. *b'* in dem Text pag. 519). Die flache Erhöhung (× in obenstehender Figur) ist entfernt worden und man sieht, dass die Höhle (vgl. *c'* in dem Text pag. 519) sich theils in dieser, theils in der Tiefe (im Oberkiefer) ausbreitet; der pneumatische Raum in dem harten Gaumen bildet ebenfalls eine Verlängerung dieser Höhle. *IV'* und *V'* pneumatische Höhlen (vgl. den Text pag. 518). Im Nasoturbinale kommt eine große Höhle zum Vorschein, eine Verlängerung des Sinus maxillaris.

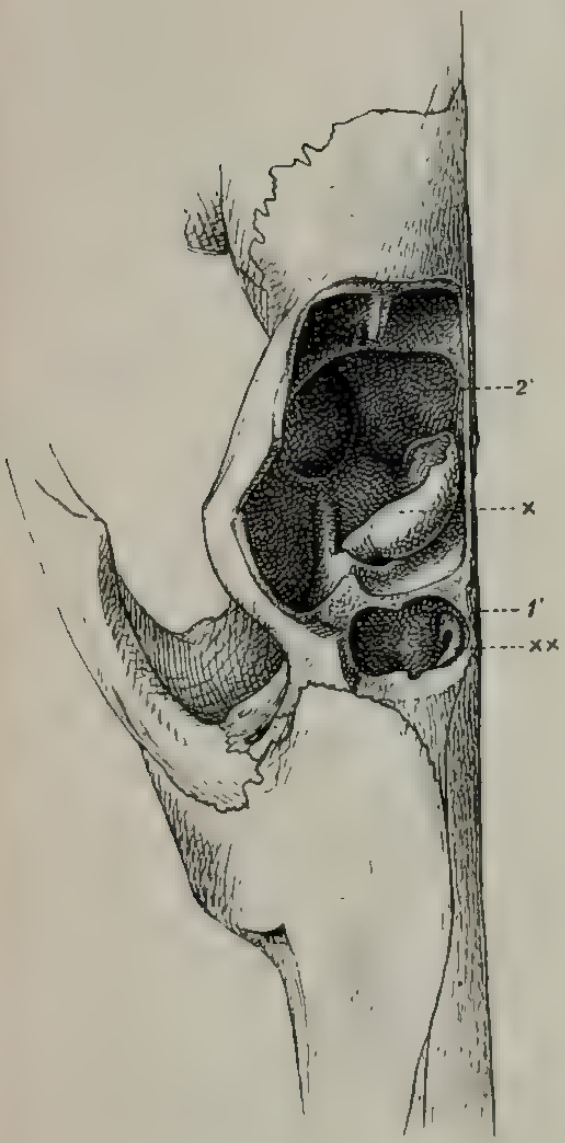


Fig. 1.

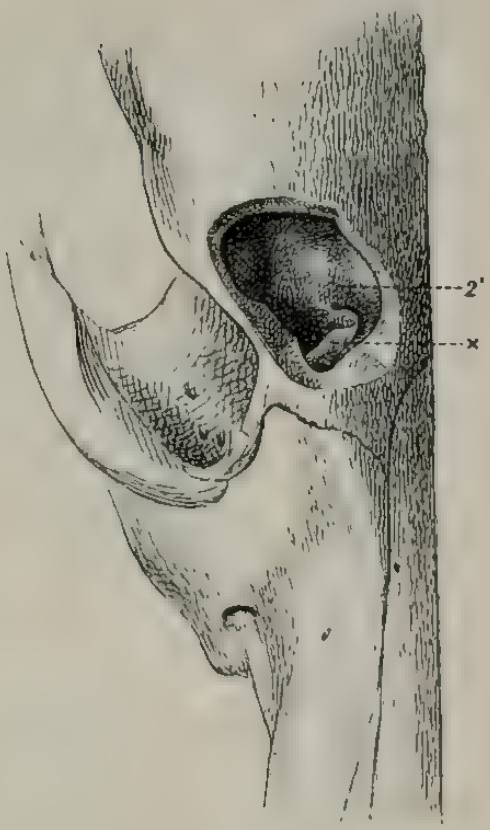


Fig. 2

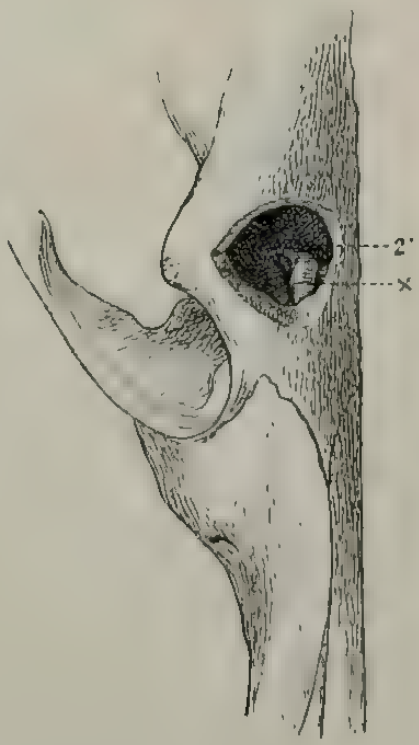


Fig. 3.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

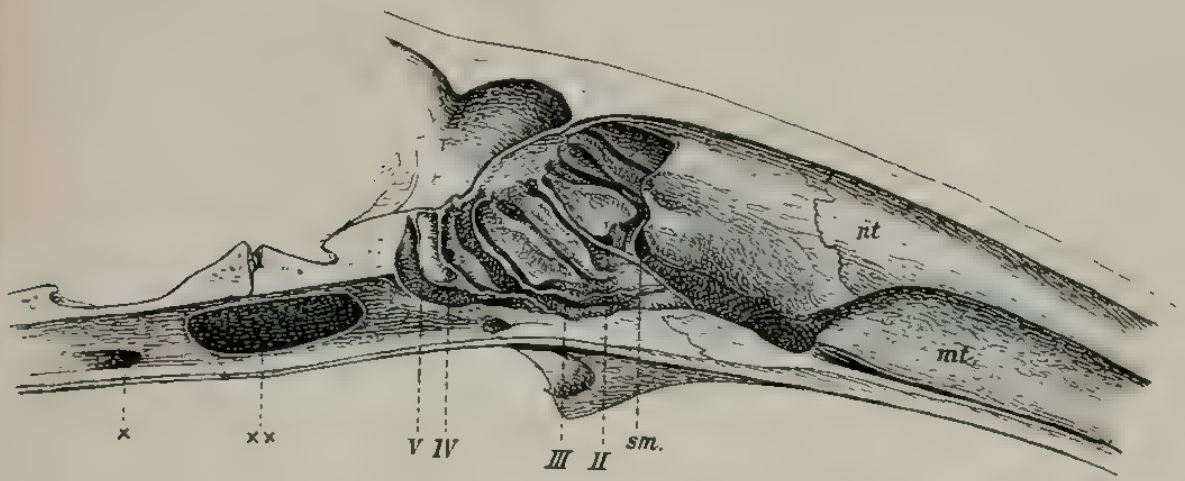


Fig. 4.

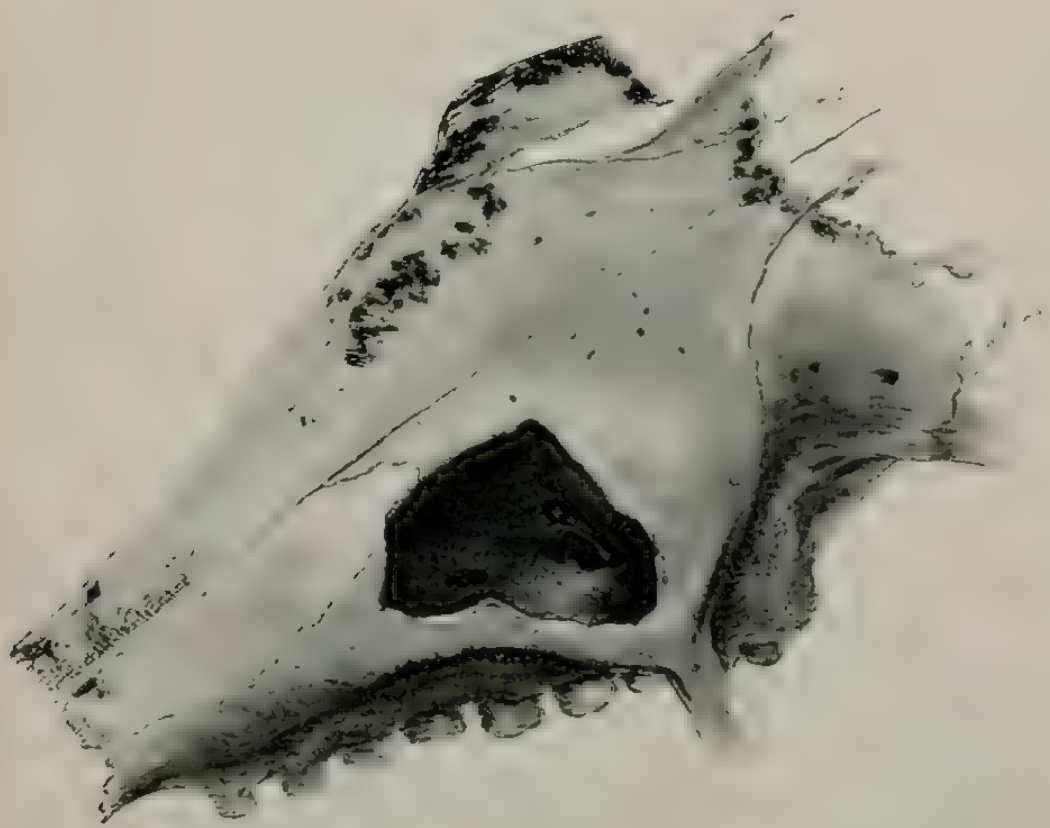


Fig 5.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

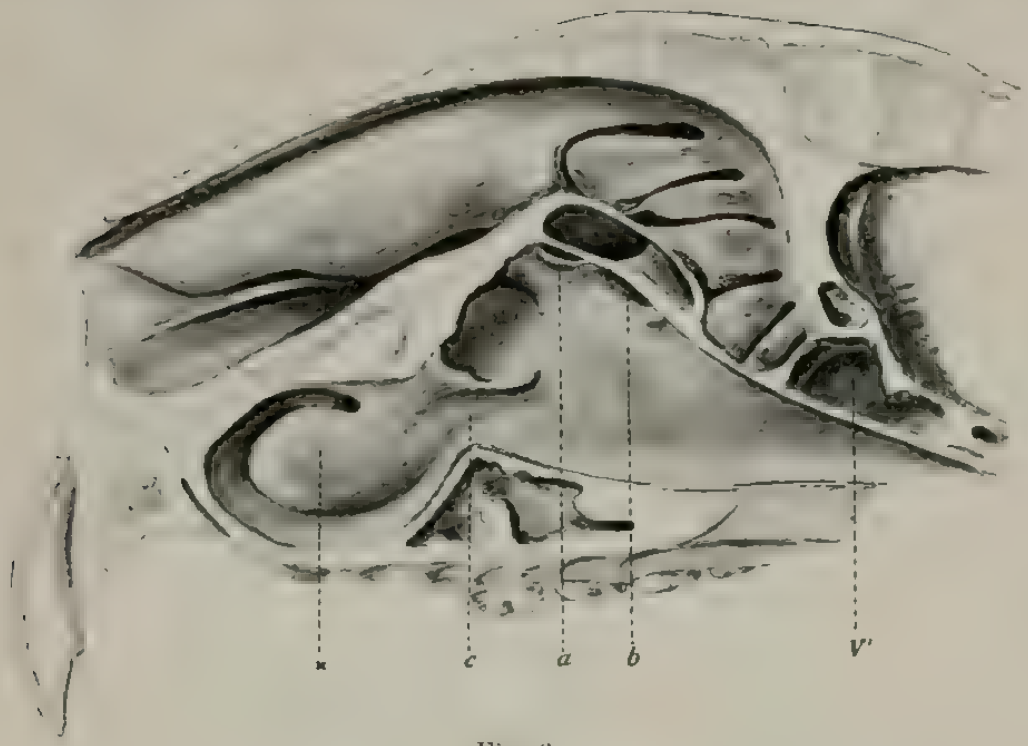


Fig. 6

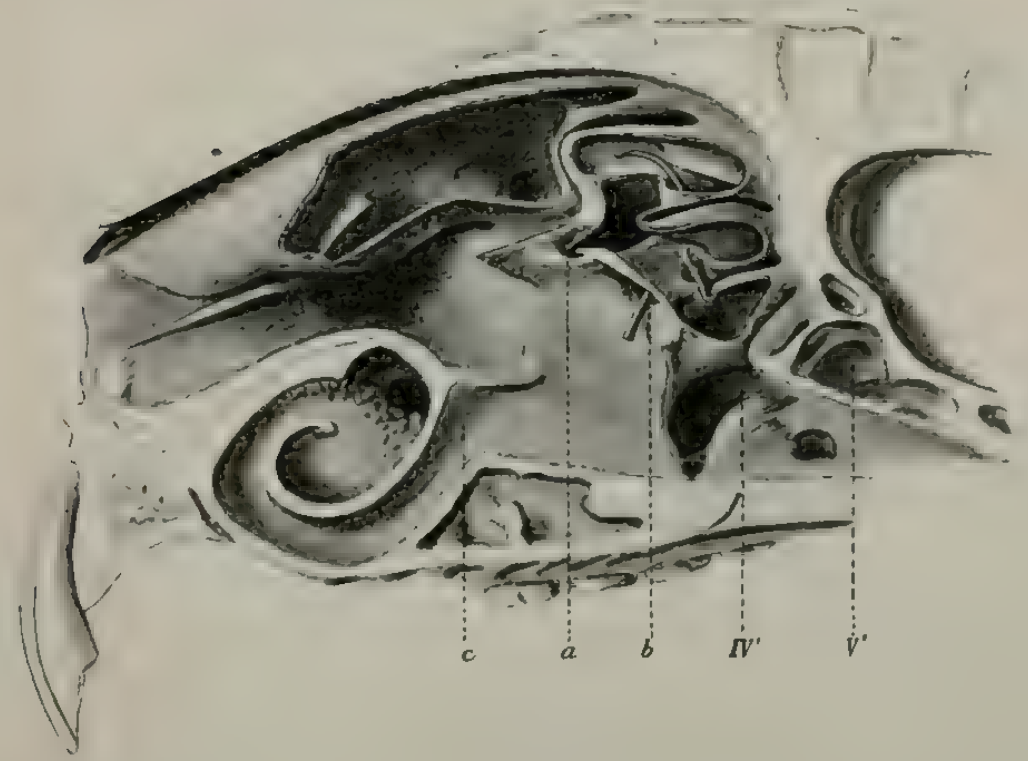


Fig. 7.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

Beiträge zur Affen-Anatomie.

Von

Prof. Louis Bolk,

Direktor des Anatomischen Instituts zu Amsterdam.

I.

Untersuchungen am schwangeren Uterus von Semnopithecus.

Mit Tafel XXX und 24 Figuren im Text.

Unter obenstehendem allgemeinen Titel werde ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen größeren oder kleineren Umfangs an Affen und Halbaffen in Zukunft mittheilen.

Dieser erste Beitrag beschäftigt sich mit einem Gegenstand, der, wie interessant er auch sein mag, aus leicht zu erkennendem Grunde bis jetzt noch nur sehr unvollkommen, theils noch gar nicht untersucht war. Wohl haben uns im Laufe dieses Jahrhunderts einige Autoren Beschreibungen geliefert von Affen-Embryonen und deren Placentae, aber diese Mittheilungen stehen immer noch so vereinzelt da, lassen über die Placentation der Affen noch so viele Fragen offen, dass jeder schwangere Affen-Uterus eine werthvolle Vervollkommnung unserer, in dieser Richtung lückenhafte Kenntnis zu liefern vermag.

Noch gar nichts wissen wir übrigens bis jetzt von den Umbildungen, welche während der Schwangerschaft der Cervix uteri der Affen erleidet. Ob und in welchem Grade derselbe an der Umhüllung des Embryo betheiligt ist, auf welche Weise er gegen Ende der Schwangerschaft verschwindet, sind Fragen, welche bis jetzt noch nicht berührt worden sind. Und dass es nicht angeht, in dieser Materie per analogiam, aus dem vom Menschen Bekannten etwas zu behaupten, wird sich im Laufe dieser Abhandlung zeigen.

Vorliegendem Beitrag liegen fünf schwangere Uteri von Semnopithecus zu Grunde. Über die Species, zu welcher dieselben gehören, vermag ich nichts mitzutheilen, selbst mir ist nicht bekannt, ob sie derselben Species zugehören; dem Anschein der drei älteren behaarten Embryonen nach war dieses wohl der Fall. Mit Bestimmtheit kann ich die Art »nasicus« ausschließen, da keiner der Embryonen die eigenthümliche Nasenform dieser Species zeigte. Die drei ältesten schon gut behaarten Embryonen ließen vermuthen, dass sie der Species »maurus« zugehörten.

Der Umstand, dass die fünf Objekte verschiedene Graviditätsstufen zeigten, bildete daher ein sehr willkommenes Ganzes, um die oben hervorgehobenen Vorgänge: Placentation und Cervixumbildung, zu verfolgen. Bezüglich des erstgenannten Vorganges konnte ich Vieles von früheren Autoren Gefundenes bestätigen, doch vermag ich auch hier auf Grund makroskopischer Untersuchung der Placentae unsere Kenntnis ein wenig zu bereichern; hinsichtlich der Cervixumbildung fand ich Erscheinungen, welche bis jetzt ganz unbekannt waren. Ich beschränke mich in diesem Beitrag auf die Ergebnisse der makroskopischen Untersuchung.

Ich werde zunächst die äußere Form und die Verhältnisse des Uterus sowie die Befunde am Cervix uteri beschreiben, sodann die Wahrnehmungen an der Placenta mittheilen. Voran gehe jedoch eine kurze Beschreibung der nicht schwangeren inneren Geschlechtsorgane eines Semnopithecus leucoprimnus. Denn um die Befunde am schwangeren Apparat richtig beurtheilen zu können, war es nothwendig, die Form eines nicht graviden Uterus und dessen Relationen zum Peritoneum zu kennen.

Die nicht schwangeren inneren Geschlechtsorgane von Semnopithecus leucoprimnus.

Zur Untersuchung diente mir ein nicht erwachsenes Weibchen mit einer Kopf-Rumpflänge von etwa 60 cm.

Das Ovar zeigte weder Spuren älterer, noch solche jüngerer geplatzter Follikel. Ganz frei von Cicatrices war es von spiegelnder Oberfläche und tiefbrauner Farbe. Stark in dorso-ventraler Richtung abgeplattet, lässt es leicht eine hintere — und eine vordere — der Hinterfläche des Ligamentum latum anliegende Fläche unterscheiden. Das Organ ist bohnenförmig, die Länge beträgt 11 mm, die größte Breite 5 mm. Der Margo liber ist regelmäßig ohne Einschnitte.

Der Margo mesovaricus verhält sich zum Peritoneum ein wenig anders als beim Menschen. Wie nämlich die schematische Darstellung in Textfig. 1 zeigt, ist der Hilus des Ovars von zwei mit scharfen Rändern endenden Lefzen umsäumt, welche eine schmale, lange Grube, die vom tubaren bis zum uterinen Pole verläuft, zwischen sich fassen. In dieselbe senkt sich das Mesovarium ein und heftet sich in dessen Boden am Ovar fest. Von einer FARRE-WALDEYER'schen Linie ist desshalb nichts wahrzunehmen.

Der tubare Pol setzt sich in der Fimbria ovarica der Tube fort. Letztere verläuft zum größten Theil nicht in den freien Rand des Ligamentum latum (s. Taf. XXX Fig. 1). Nur eine kurze Strecke ihrer Extremitas uterina, liegt an diesem Rande, bald aber senkt sie sich tiefer zwischen die beiden Blätter des Ligamentum latum herab, um erst wieder mit ihrem abdominalen Ende den Rand des Ligamentum latum zu erreichen. Es weicht in diesem Verhalten Semnopithecus vom menschlichen Zustand ab. Beim Orang ziehen die Eileiter nach dem Befund FISCHER's (6) ebenfalls im freien Rande des breiten Mutterbandes, nach den Untersuchungen von SPERINO ist das Gleiche der Fall beim Chimpanse (16), während wir dasselbe für den Gorilla aus der Beschreibung von BISCHOFF (1) wissen. Nach den Abbildungen von BRESCHET (3) zeigen in dieser Hinsicht die Tuben bei Cercopithecus sabaeus ein Verhalten wie bei den Anthropoiden und Menschen. Dagegen fand ZUCKERKANDL (21) bei Macacus einen Zustand und bildet denselben (l. c. Taf. XIV) ab, welcher ganz mit dem von mir bei Semnopithecus gefundenen übereinstimmt. Gleiches fand auch BISCHOFF (2) bei Macacus cynomolgus. Und dass der Befund bei Semnopithecus nicht als eine individuelle Variation zu deuten ist, geht hervor aus dem Umstand, dass ich bei den fünf schwangeren Uteri ebenfalls die Tuben unter dem freien Rand des Ligamentum latum verlaufend fand. Es zeigt desshalb Semnopithecus ein Merkmal, wie es nach ROBINSON (12) bei der Mehrzahl der Thiere Regel zu sein scheint. Das abdominale Ende der Tube verläuft stark geschlängelt. Das Ostium abdominale tubae ist nur als eine äußerst feine Öffnung bei Lupenvergrößerung zu sehen. Ebenfalls nur bei einer derartigen Vergrößerung zu beobachten sind die in der Rich-

Fig. 1.

Schematische Darstellung der Beziehung zwischen Ovar und Peritoneum, auf einem Durchschnitt senkrecht zur Längsachse des Eierstockes.

tung des Ostium verlaufenden, sehr feinen Fältchen der Schleimhaut des Infundibulum. Die sehr lang ausgezogene Fimbria ovarica setzt sich mit ihrem Ende am tubaren Pol des Ovarium fest.

An der Rechtseite finden sich drei gestielte Hydatiden, welche sich unterhalb der tubaren Hälfte des Ovar am Mesosalpinx festheften. Die meist mediale wird fast ganz von der oberen Lefze des Hilusrandes verdeckt und ist an einem kurzen Stiel aufgehangen.

Die beiden lateral gelagerten (Fig. 2) sind mittels zwei kurzer Stielchen an einem gemeinschaftlichen Stiel verbunden. Letzterer ist noch eine Strecke weit als freies Gebilde in der Richtung der Tuba zu verfolgen und verschwindet in einem subserösen Fettklümpchen, das sich hier zwischen den beiden Blättern des Ligamentum latum findet. Dieses Fettklümpchen zwischen den Blättern der Ala vespertilionis ist auch von Fischer (l. c.) und Bischoff (2) beim Orang beschrieben. Bemerkenswerth war es, dass die meist lateralen beider Hydatiden theilweise mit dem Ovargewebe verwachsen waren. Sämmtliche Hydatiden besaßen die dunkelbraune Farbe des Eierstockes.

Fig. 2.

Tubare Hälfte des Ovar, mit den Hydatiden- und Parovarialresten.

Reste des Parovarium waren noch deutlich am lateralen Theile des Mesosalpinx zu erkennen in der Form von Strängen, von welchen einer getheilt, ein anderer ungetheilt verlief in der Weise, wie Fig. 2 zeigt.

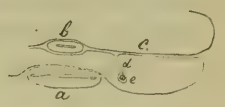
An der linken Seite fanden sich zwei Hydatiden, eine unmittelbar am tubaren Pol des Ovar, von der oberen Lefze des Hilus überdeckt, die zweite — relativ sehr groß — etwa in der Mitte des Eierstockes, versteckt unter dem unteren Labium des Hilus. Letztere war nicht gestielt, nicht bläschenförmig, sondern solid, von elliptischer Form und machte auf dem Durchschnitt mehr den Eindruck eines überzähligen Eierstöckchens, als jenen einer Hydatide.

Ein vom menschlichen Zustand abweichendes Verhalten zeigte das Ligamentum rotundum uteri. Es zieht nämlich nicht zwischen den beiden Blättern des Ligamentum latum abwärts, sondern hat ein eigenes Gekröse, welches vom vorderen Blatte des breiten Mutterbandes gebildet wird. Ihrer Form nach konnte man diese Bauchfellduplikatur als Ligamentum triangulare uteri bezeichnen. Dieses Ligament kommt zu Stande in Folge davon, dass das runde Mutterband sich ziemlich breit an der Vorderfläche des Uterus festheftet, und sodann nach vorn und unten verläuft, wodurch das vordere Blatt

des Ligamentum latum in eine Falte ausgezogen wird, welche nach unten zu allmählich breiter wird. Gleiche Verhältnisse fand Zuckerkandl (l. c.) bei Cercopithecus fuliginosus. Über die Beziehungen des Peritoneum zu den Beckenorganen und über die Formationen desselben orientirt Fig. 3. Am schwangeren Uterus ist das Ligamentum triangulare viel deutlicher ausgeprägt (s. Taf. XXX Fig. 2).

Das Ligamentum teres und das davon nach hinten ausgehende Ligamentum triangulare bilden eine sagittal gestellte Scheidewand, wodurch der Raum vor dem Ligamentum latum in eine mediale und laterale Grube vertheilt wird. Der lateralen könnte man den Namen Fossa subsalpingea beilegen, für die mediale dürfte der Name Fossa parauterina ein passender sein.

Fig. 3.



a Blase, *b* Uterus, *c* Ligamentum latum uteri, *d* Ligamentum triangulare uteri, *e* Ligamentum teres uteri.

Mit Ausnahme der oben erwähnten Verhältnisse des Ligamentum latum zur Tuba Fallopii und zum Ligamentum teres bot die Beziehung der Serosa zu den Beckenorganen wenig vom menschlichen Zustande Abweichendes dar.

Da die Blase von Semnopithecus viel höher steht als beim Menschen, so erscheint die Excavatio vesico-uterina tiefer als beim Menschen, wiewohl die Vorderwand des Uterus in dem unteren Theil nicht von Serosa bekleidet wird. Ebenfalls wie beim Menschen ist auch bei Semnopithecus die Excavatio recto-uterina tiefer als erstgenannte, auch hier bekleidet die Serosa den oberen Theil des Hinterrandes der Vagina. Plicae Douglasii habe ich nicht beobachtet. Bezüglich der Beckenorgane sei Folgendes zu bemerken.

Fig. 4.

Blase von Semnopithecus leucoprimnus. Die Vorderwand durch einen Längsschnitt gespalten.

Im leeren Zustande besitzt die Blase eine lange zungenförmige Gestalt. Eine Urethra als besonders differenzirter Kanal zwischen Sinus urogenitalis und Blase ist nicht zu unterscheiden (Fig. 4). Es verjüngt sich das Organ in der Richtung der Vagina, während dessen Wand sich ein wenig verdickt. Dadurch verschwindet die scharfe Grenze zwischen Vorderwand von Blase und Vagina, es setzt sich erstere gleichsam in letztere fort. Oberhalb der Ausmündungsstelle der Blase bildet die Schleimhaut der

Vagina einen Wulst, welcher das genannte Orificium ein wenig überragt (Fig. 5). Die Schleimhaut der Blase ist nur äußerst wenig gefaltet. In dem mittleren breiteren Theil sind einige Längsfalten anwesend, nach unten zu folgt sodann eine ganz faltenlose Strecke, in welcher sich die beiden Ausmündungsstellen der Ureteren befinden. Dieselben sind einander sehr genähert, liegen fast ganz neben einander, die linke etwas höher als die rechte. Am Orificium der Blase bildet die Schleimhaut von Neuem einige Längsfalten, welche nach unten knopfartig enden.

Der Uterus ist schmal, eine Sonderung in Corpus und Cervix ist äußerlich nicht wahrnehmbar, eben so wenig wie eine Andeutung einer Anteflexio. Nach unten zu verschmälert er sich nur sehr wenig und setzt sich ohne scharfe Abgrenzung in die Vagina fort.

Fig. 5.

Uterus, Vagina und Vestibulum vaginae von Semnopithecus leucoprimnus durch einen Längsschnitt an der Vorderwand geöffnet, die Blase (unterer Theil) halbirt.

Über die Beschaffenheit der Höhle der Vagina und des Uterus, sowie über das makroskopische Aussehen der Schleimhaut des inneren Genitalapparates belehrt uns Fig. 5. — Betrachten wir zunächst den Uterus. Von einer Trennung der Uterushöhle in ein Cavum uteri und Canalis cervicalis darf man nicht sprechen, was in Einklang steht mit der erwähnten Thatsache, dass äußerlich keine Grenze zwischen Corpus und Cervix uteri wahrnehmbar war. Dass hier desshalb ein Ostium internum fehlt, ist eine Erscheinung, welche desto merkwürdiger ist, da wir, wie später beschrieben wird, bei dem schwangeren Uterus ein derartiges Ostium scharf ausgeprägt finden. Auch Fischer hebt ausdrücklich das Fehlen eines inneren Muttermundes beim Orang hervor (l. c. pag. 35).

Der Übergang der Uterushöhle in das Lumen der Tubae ist nicht eine unmittelbare, der obere Theil des Cavum uteri bildet zwei seitliche allmählich sich verschmälernde Ausbuchtungen, in deren Tiefe das Orificium uterinum der Tubae sich findet. Es würde desshalb ein Abguss der Uterushöhle im oberen Theile zwei spitze

Hörner zeigen. Bei dem von mir untersuchten Objekt fehlte, wie Fig. 6 zeigt, eine Portio vaginalis ganz. Die Uteruswand setzt sich unmittelbar fort in die Vaginalwand, von einem Fornix vaginae, einem Labium anterius und posterius ist nichts zu erkennen, wiewohl doch die Grenze zwischen Uterus und Vagina scharf angedeutet ist durch die plötzlich wechselnde Beschaffenheit der Schleimhaut und die Verdünnung der Muscularis.

Das Fehlen einer Portio vaginalis bei diesem Individuum muss besonders hervorgehoben werden, da bei den schwangeren Uteri diese Portio nicht nur anwesend, sondern selbst sehr stark entwickelt war. In der Meinung, dass das vorliegende Präparat von einer Virgo, wenigstens einer Nullipara, herkömmlich war, habe ich den Zustand untersucht am Apparat einer ausgewachsenen Semnopithecus nasicus und noch zweier Exemplare von Semnopithecus leucoprimnus. Bei diesen allen fand ich nur eine schmale hintere Muttermundslippe anwesend, das Ostium externum stand offen, und hat die Form eines transversal gestellten Spaltes, welcher ventral von der Vaginalwand begrenzt war, ohne dass es dabei zur Bildung einer Lippe kam. Bei diesen Objekten besteht desshalb ein Zustand ganz ähnlich wie derselbe von Bischoff (2, pag. 43) bei Hylobates beschrieben ist. Nach dem genannten Autor besitzen die übrigen Anthropoiden sämmtlich eine gut ausgebildete Portio vaginalis, dieselbe fehlte aber ganz bei einer Colobus ursinus (virginalis?), wo ebenfalls, wie bei meinem Objekt, das Ostium externum klein und rund war, und nicht von Lippen umgeben. Ich werde auf die Bedeutung der Anwesenheit oder des Fehlens einer Portio vaginalis in meinen Schlussbemerkungen näher eingehen, und Gründe beibringen für die Wahrscheinlichkeit, dass, wenigstens bei den platyrrhinen und catarrhinen Affen, das Bestehen einer Portio vaginalis das Kennzeichen einer durchgemachten Gravidität ist.

Die Schleimhaut des Uterus ist stark gefaltet. Das Reliefbild ist dennoch nicht überall das gleiche. In dem Fundus besteht ein System feinerer transversal verlaufender Fältchen, in den unteren zwei Dritteln verlaufen die lang ausgezogenen feinen Fältchen in longitudinaler Richtung, nach oben zu divergiren dieselben in der Richtung der Tubenmündung, während sie sich ein wenig abflachen. Es entsteht dadurch zwischen dem transversalen System und dem longitudinalen ein dreieckiges Feld, wo die Schleimhaut mäandrisch gewundene Fältchen trägt. Am unteren Ende des Uterus hören die longitudinalen Falten plötzlich auf, nachdem sich zwischen

dieselben ein zweites System kranzartig angeordneter äußerst feiner Fältchen eingeschoben hat. Plicae palmatae sind hier nicht anwesend.

Die Vaginalhöhle ist durch das erwähnte Schleimhautrelief nach oben scharf abgegrenzt, nach unten zu ist ebenfalls eine deutliche Grenze gegen das Vestibulum vaginae vorhanden. Uterinwärts verschmälert sich die Höhle ein wenig. Die Wand ist dünn und zart, in ihren oberen zwei Dritteln ist die Muscularis nur wenig entwickelt, im unteren Drittel aber findet sich die Fortsetzung des stark entfalteten M. constrictor Cunni, welcher hier als einheitlicher Sphincter für Vagina und Blasenmündung fungirt.

Unmittelbar oberhalb des Orificium der Blase bildet die Vorderwand eine Hervorwölbung, deren Schleimhaut stark gerunzelt ist. Die Schleimhaut der Vagina ist übrigens, mit Ausnahme des unteren Drittels, glatt mit spiegelnder Oberfläche. Im unteren Theile dagegen trägt, besonders an der Hinterseite, die Schleimhaut starke Längsfalten, welche sich an dem Übergang in das Vestibulum vaginae ein wenig umbiegen.

Die Grenze zwischen Scheide und Scheidenvorhof ist scharf ausgeprägt. An der Vorderwand deutet das Orificium vesicae und die, dieselbe überragende Hervorwölbung genugsam diese Grenze an. An der Seite und Hinterfläche wird dieselbe dargestellt durch zwei halbmondförmige Schleimhautfalten, welche einander in der dorsalen Medianlinie berühren, von hier lateralwärts seicht aufsteigen unter allmählicher Verbreitung, um sodann an der lateralen Wand nach unten und dorsalwärts umzubiegen. Durch diese Falten werden zur Seite und hinter dem Orificium vesicae zwei, nach unten offene Taschen gebildet, deren größte Tiefe etwa 5 mm misst. In jeder dieser Taschen finden sich zwei, mit bloßem Auge leicht wahrnehmbare Drüsenmündungen. Ob das Wesentliche dieser Bildungen in den Falten besteht, — in welchem Falle wir vielleicht in ihnen die Ausgangsform des Hymen beim Menschen zu erblicken haben — oder in den von ihnen gebildeten Taschen, in welchem Falle sie dem Sinus mucosi von Bischoff entsprechen würden, möge dahingestellt bleiben.

Die Beschreibung der äußeren Genitalien und des Vestibulum vaginae kann ich ohne Beschwerde unterlassen.

Die schwangeren inneren Genitalien von Semnopithecus.

Bei der Beschreibung meiner Befunde werde ich derart verfahren, dass ich erst die Erscheinungen am Uterus und dessen Adnexen aus einander setzen werde, sodann werde ich die Placentae besprechen, nachher werden die Befunde an der Nabelschnur erörtert werden. Die verschiedenen fünf Objekte werde ich mit den Zahlen I bis V bezeichnen. Mit I wird das am wenigsten in der Schwangerschaft fortgeschrittene Objekt — es sei Uterus oder Placenta — angedeutet, mit V das sich im meist vorgerückten Stadium befindende Objekt.

Der Uterus und Adnexa.

Schon bei äußerer Betrachtung der Uteri war zu bemerken, dass die fünf Objekte in verschieden weit geförderten Stadien der Gravidität sich fanden. Nicht nur das wechselnde Volum, sondern auch Formänderungen, besonders im unteren Theil des Uterus sprachen dafür und lehrten schon unmittelbar, dass während der Gravidität nicht nur das Corpus uteri sich ausdehnt, sondern dass gleichzeitig die Beziehung zwischen Cervix und Corpus uteri eine andere wird.

Sämmtliche Objekte fanden sich schon in vorgerückten Stadien der Gravidität. Wiewohl natürlich nichts mit Bestimmtheit davon zu sagen ist, vermuthe ich dennoch, dass das Objekt V fast à terme war, und dass selbst Objekt I schon in der zweiten Hälfte der Gravidität sich fand. Dieses hat seine Bedeutung für die Zeitbestimmung der Bildungsvorgänge, welche wir bald im Cervix uteri kennen lernen werden. Die Objekte waren gut konservirt; bei Nr. I, II und III war die Vagina nur partiell behalten, bei Nr. IV und V waren Vagina und Genitalia externa unverletzt.

Wir werden erst die äußere Form besprechen und sodann die Vorgänge am Cervix und im Cervicalkanal näher betrachten. Die Uteri I und II unterscheiden sich von den drei übrigen durch die Form des Corpus uteri und durch die scharfe Trennung, welche hier zu Stande gekommen ist zwischen Corpus und Cervix uteri. In Fig. 2 auf Taf. XXX findet man die Abbildung des Uterus I in Vorderansicht. Uterus II war etwas größer, sonst ähnlich gebildet. Das Corpus uteri ist in diesen beiden Fällen äußerst regelmäßig eiförmig. Die größte Breite liegt noch fast gerade in der Mitte. Bei einer Länge von 9,0 cm resp. 9,5 cm betrug die Breite 6 cm resp. 6,4 cm. Von einer Abplattung in dorsoventraler Richtung war nichts zu bemerken.

auch war die ganze Oberfläche noch flach, ohne Wülste oder Einsenkungen. Im unteren Theil schimmern vorn und hinten einige Venen hindurch. Nach unten zu setzt das Corpus uteri sich in den Cervix fort. Die Grenze zwischen beiden Theilen des Uterus ist sehr deutlich, da der Cervix von kurzer cylindrischer Gestalt war. Von der Seite betrachtet (Fig. 6) wird es deutlich, dass der Cervix nicht in der Verlängerung der Längsachse des Corpus uteri liegt, er scheint ein wenig auf die Vorderwand verschoben.

Uterus III unterscheidet sich von I und II durch die mehr unregelmäßige Form seines Körpers und die ganz eigenthümliche Gestalt des Cervix. Das Corpus übertrifft in seinen Länge- und Breitedimensionen die beiden vorangehenden, es hat sich aber die größte Breite mehr nach oben, in der Richtung des Fundus verschoben, wodurch derselbe in die obere Hälfte gelangt ist. Während die ganze Länge des Corpus 11 cm beträgt, ist die Breite auf 8,3 cm gestiegen.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 6. Uterus I und II. Unterer Theil des Uterus (Corpus und Cervix) von der Seite gesehen.
Fig. 7. Uterus III. Unterer Theil des Corpus mit Cervix von der Seite gesehen.

Durch die Verschiebung des größten Breitedurchmessers nach oben hat der Uterus seine eiförmige Gestalt preisgegeben und ist mehr birnförmig geworden. Überdies ist er nicht mehr glatt und eben, sondern zeigt hier und dort geringe, durch seinen Inhalt hervorgerufene Hervorwölbungen. Es mag aber dahingestellt bleiben, ob dieselben bei einer prall gefüllten Amnionblase auch da sein würden. Sehr besonders war bei diesem Objekt der Gebärmutterhals gestaltet (Fig. 7). Die Grenze zwischen Corpus und Cervix ist noch deutlich ausgeprägt, sei es denn auch, dass sie an der Vorderseite zu verschwinden anfängt, was wohl thatsächlich dadurch hervorgerufen wird, dass der Cervix jetzt mehr im Verlängerten des Corpus liegt, wodurch der vordere Winkel zwischen Hals und Körper fast verschwunden ist. An der Hinterseite dagegen ist die Grenze selbst deutlicher als bei den Uteri I und II, weil hier eine wahre Einschnürung zwischen beiden Theilen des Uterus besteht. Diese halbringförmige Vertiefung kommt

zu Stande durch die starke Anschwellung der Hinterwand des Cervix. Der Cervix erlangt durch diese Anschwellung eine blasenförmige Gestalt.

Gleichförmig war die Gestalt der Uteri IV und V. Der meist ins Auge fallende Unterschied zwischen diesen beiden Objekten und den vorangehenden war das Verschwundensein der Grenze zwischen Corpus und Cervix uteri. Der sich abwärts verjüngende untere Theil des Uterus setzte sich direkt in die schlaffwandige mehr oder weniger cylindrische Vagina fort (Fig. 8). Es kann, auf Grund der genannten Eigenthümlichkeit, nur sehr approximativ die Länge des Corpus uteri angegeben werden. Bei Uterus IV konnte ich dieselbe auf 11,1 cm, bei Uterus V auf 11,3 cm bestimmen. Die Breite betrug 8,5 resp. 8,7 cm. Der Uteruskörper selber hat ebenfalls seine Form

Fig. 8.

Fig. 9.

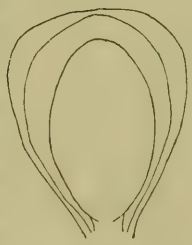


Fig. 8. Uteri IV und V. Unterer Theil von der Seite gesehen. Die Grenze zwischen Corpus und Cervix uteri ist verschwunden.

Fig. 9. Umriss des Uterus in den verschiedenen Phasen der Gravidität. Innere Linie: Uteri I und II; mittlere Linie: Uterus III; äußere Linie: Uteri IV und V.

stark geändert. Er ist besonders in der Breite ausgedehnt, und zwar überwiegend im oberen Drittel. Der Fundus uteri ist dadurch viel weniger gewölbt, erscheint mehr platt, als bei den drei vorigen. Außerdem ist die Gebärmutter in dorsoventraler Richtung zusammengedrückt. Das Ganze ist dadurch von keilförmiger Gestalt geworden. Bei diesen beiden Objekten waren die Ausbuchtungen der Wand stärker als bei Uterus III.

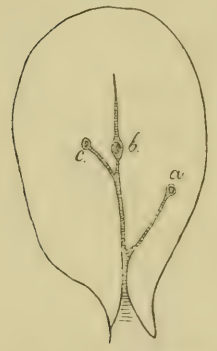
Die Gestaltveränderung des Uterus in den verschiedenen Phasen der Gravidität bringt Fig. 9 zur Anschauung. Man kann nicht verneinen, dass diese Formumbildung Ähnlichkeit zeigt mit jener beim Menschen, wenigstens die Endform hat sehr viel Übereinstimmung mit einem schwangeren menschlichen Uterus. Ehe ich jetzt näher auf die Wachsthumsvorgänge am Cervix übergehe, werde ich kurz

das Verhalten der Serosa zum schwangeren Uterus in seinen Hauptpunkten hervorheben.

In Folge der mächtigen Ausdehnung des Uteruskörpers erleidet der Bandapparat nicht unansehnliche Umänderungen, wodurch bestimmte, bei dem nicht schwangeren Uterus hervorgehobene Eigenthümlichkeiten schärfer zum Ausdruck kommen. Bei der Besprechung dieser Verhältnisse wird auf Textfig. 10 und auf Taf. XXX Fig. 2 hingewiesen.

Die Volumentfaltung des Uterus hat an erster Stelle zur Folge, dass die beiden Blätter des Ligamentum latum weiter aus einander gezogen werden, Ovarium und Uteruswand einander mehr nähern. Weil dabei jedoch der vordere und hintere Theil des Uterus in gleichem Maße anschwellen, verbleibt die Insertion des Ligamentum latum ziemlich gerade am lateralen Rande des Uterus. Bekanntlich ist dasselbe beim Menschen nicht der Fall. Entweder ist — abhängig von der Insertionsstelle der Placenta — die Vorderwand oder die Hinterwand mehr hervorgewölbt, wodurch die Insertion des Ligamentum latum auf die Vorder- oder Hinterfläche des Uterus verlegt wird. Da, wie wir später sehen werden, bei Semnopithecus zwei Placentae — eine vordere und eine hintere — sich entwickeln, besteht die Ursache der ungleich großen Hervorwölbung beider Wandflächen bei diesem Genus nicht, und das breite Mutterband hält seine laterale Insertion an der Gebärmutter bei. Wie aus Textfig. 10 und Fig. 2 auf Taf. XXX ersichtlich ist, erreicht nach oben zu das erwähnte Band den Fundus nicht ganz, es endet etwa in der Mitte des oberen Drittels des Uterus.

Fig. 10.



Umschlagslinien des Peritoneum auf dem schwangeren Uterus. Seitenansicht. *a* Ligamentum teres, *b* Tuba Fallopii, *c* Ligamentum ovarii proprium.

Besondere Erwähnung verdient das Verhalten der Eileiter. Bei der Beschreibung des nicht schwangeren Apparates haben wir hervorgehoben, dass die Tuben nicht im freien Rande des Ligamentum latum eingeschlossen waren. Diese Beziehung kommt nun bei den schwangeren Objekten noch stärker zum Ausdruck. Bei allen Objekten nämlich implantirte sich die Tube etwa in der Mitte des Uteruskörpers, wodurch sie nach unten zu ein dreieckiges Stück des Ligamentum latum abgrenzte. Vergleicht man die Übergangsstelle der

Tube beim schwangeren und nicht schwangeren Uterus mit einander, so erscheint jene Stelle beim erstgenannten weit nach unten verschoben. Man kann aus diesem, vom menschlichen Zustand abweichenden Befund vielleicht schließen, dass bei Semnopithecus der Fundus uteri an dem Längenwachsthum des schwangeren Organs, in höherem Grade als beim Menschen, betheiligt ist.

Die Ligamenta rotunda hatten sich ganz vom Ligamentum latum emancipirt; sie hefteten sich an der Vorderwand des Uterus fest, in nicht geringer Entfernung der Insertion des breiten Mutterbandes. Die Ligamenta triangularia (siehe pag. 568) waren in Folge davon deutlicher als selbständige Gebilde wahrzunehmen als am nichtschwangeren Apparat, da jetzt ihre Umschlagstelle nicht mehr auf der Vorderfläche des Ligamentum latum sich fand, sondern ganz auf die Vorderseite des Uterus verschoben war. Diese Umschlagstelle verlief schräg von ventral oben nach lateral unten (Fig. 10). Selbstverständlich war durch diese Umänderung der topographischen Beziehung zwischen Uterus und Ligamentum triangulare die früher erwähnte Fossa para-uterina, ganz verschwunden. Bei Cercopithecus cynomolgus hat Turner (8) einen etwas abweichenden Befund gemacht. Die Tuben implantiren sich in dem Fundus uteri, in einiger Entfernung darunter, aber in derselben Linie inseriren die Ligamenta rotunda uteri. Bei diesem Genus scheint desshalb ein mehr menschenähnlicher Zustand vorzukommen.

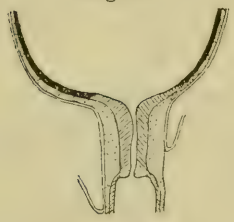
Sowie sich die runden Mutterbänder auf der Vorderseite des Uterus verschoben haben, so sind bei allen schwangeren Objekten die Insertionsstellen der Ligamenta ovarii propria nach hinten gerückt. Dadurch ist sekundär ein Theil des Hinterblattes des Ligamentum latum zu einer besonderen Duplikatur ausgezogen, welche am nicht schwangeren Apparat nicht anwesend war. In Folge dieser Vorgänge bildet der obere Theil des Ligamentum latum zur Seite des Uterus eine Bauchfelltasche, welche nach oben zu offen ist. In dem freien Rande dieser Tasche findet sich, von hinten anfangend, erst das Ligamentum ovarii proprium, sodann das Ovar selbst, während vom tubaren Pole des Ovar dieser Rand erst gebildet wird durch die Fimbria ovarica, welche allmählich in das Infundibulum sich fortsetzt, welches in dem nach oben ausgezogenen Zipfel des Ligamentum latum endet.

Die topographischen Beziehungen, welche wir am nicht graviden Uterus zwischen Lig. teres, Tuba Fallopii und Lig. ovarii proprium gefunden haben, sind am schwangeren Apparat in gewissem Sinne

beibehalten. Wie aus Fig. 1 Taf. XXX hervorgeht, folgen sich in ventrodorsaler Richtung die Implantationsstellen am Fundus uteri der bezüglichen Gebilde in folgender Weise: Ligamentum teres, Tuba Fallopii, Ligamentum ovarii proprium. Am schwangeren Uterus ist diese Beziehung deutlicher ausgeprägt, da sich zwischen den drei genannten Gebilden ein Theil der Uteruswand entwickelt hat.

Wir können jetzt zur Besprechung einer der meist interessanten Erscheinungen übergehen, nämlich der Wachsthumsvorgänge und Umbildungen des Cervix uteri. Konnten wir bis jetzt immer auf Übereinstimmung, Ähnlichkeit oder nur unwesentliche Abweichung mit Erscheinungen am menschlichen Uterus hinweisen, bezüglich des Umbildungsprocesses am Cervix uteri werden wir Einrichtungen kennen lernen, welche wir beim Menschen ganz vermissen. Der Cervix des schwangeren Semnopithecus-Uterus durchläuft Zustände, welche völlig verschieden sind von jenen beim Menschen. Bis jetzt war davon in der Litteratur nichts bekannt, und ich darf es als einen sehr glücklichen Zufall ansehen, dass mir zu gleicher Zeit verschiedene Stadien des graviden Uterus zur Verfügung standen, denn bei Untersuchung nur einer einzigen Phase konnte man sehr leicht zu einer fehlerhaften Interpretation des Zustandes verführt werden. Die fünf Objekte ergänzen einander, zeigen je eine wohl charakterisirte Phase dieser Umbildungsgeschichte. Nur die letzte, unmittelbar dem Anfang des Gebäraktes vorangehende Periode ist zu meinem Bedauern nicht vergegenwärtigt, und gerade an diese knüpfen sich manche interessante Fragen fest.

Fig. 11.



Medianschnitt durch den unteren Theil des Uterus I. Die Dorsalseite ist durch das Übertreten der Serosa auf der Vaginalwand zu erkennen. Schraffirt: Schleimhaut, punktirt: Muscularis, hell gehalten: Serosa, schwarz: Decidua vera.

Vergleichen wir den in Fig. 11 gegebenen schematischen Medianschnitt des unteren Theiles des Uterus I mit dem nicht schwangeren Uterus, dann tritt eine Thatsache scharf zu Tage, nämlich, dass es auch am Semnopithecus-Uterus einen Cervix giebt. Dieses klingt vielleicht ein wenig fremd, ich mache aber darauf aufmerksam, dass man am nicht schwangeren Uterus (s. Textfig. 5) nicht ein einziges makroskopisch anatomisches Merkmal hat, welches zur Trennung des Uterus in einen Corpus und Cervix Anlass geben konnte. Kennte man diese zwei Begriffe nicht aus der menschlichen Anatomie, man würde gewiss nicht durch Befunde am nicht schwangeren

Semnopithecus-Uterus zu ihrer Erkenntnis gelangen. Weder an der Schleimhaut noch im Lumen giebt es hier eine Differenz, welche zu einer Gegenüberstellung des oberen und unteren Theiles des Uterus leiten konnte. Auch von einer Knickung der Uterusachse war keine Rede.

Sobald aber das Organ in Funktion geräth, ändert sich die Sachlage, denn dann kommt's heraus, dass nicht die ganze Uteruswand in gleichem Maße an diesem Akt betheiligt ist. Die untere Portion bleibt indifferent, behält die ursprüngliche cylindrische Gestalt bei, während nur der obere Theil zur Umschließung der wachsenden Frucht verwerthet wird. Somit kommt der Trennung des Uterus in einen Corpus und Cervix bei Semnopithecus nur eine rein funktionelle Bedeutung zu, ohne Schwangerschaft giebt's keinen Cervix, kein Corpus, nur einfach einen Uterus. Die unter dem Einfluss der Funktion periodisch auftretende morphologische Sonderung ist nun bei den höheren Formen zu einer bleibenden geworden, konstante anatomische Sonderungsmerkmale haben sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung gebildet, in und an der Gebärmutter ausgebildet, — eine Erscheinung, welche wir vielleicht jener am Scrotum zur Seite stellen können. Auch dieses Gebilde bei gewissen niederen Formen nur zeitlich, periodisch, während der Brunst bestehend, ist bei höheren Formen ein bleibendes Gebilde geworden. Der Uterus des Semnopithecus liefert desshalb im Vergleich mit jenem der höheren Formen ein gutes Beispiel zur Lehre der morphologischen Differenzirung durch Funktionsbedingung.

Weitere Vergleichung zwischen dem Uterus I und der nicht schwangeren Gebärmutter lehrt, dass an dem zum Cervix sich umbildenden Theil die Schleimhaut und die Muscularis sich sehr stark verdickt haben. In Folge davon wird der Übergang zwischen Uteruswand und Vaginalwand viel deutlicher, und es bildet sich zur selben Zeit ein förmliches Dach der Vagina. Eine Portio vaginalis war dennoch bei Uterus I noch nicht da, der Cervix drang noch nicht von oben her in den Vaginalraum ein, die Vaginalwand setzte sich am Seitenrande der Unterfläche des Cervix fort. Somit sehen wir, dass nach oben und nach unten der Cervix uteri seine scharfe Grenze erst während der Gravidität erlangt.

Betrachten wir jetzt den Cervix des Uterus I etwas genauer. Wie aus Textfig. 11 hervorgeht, umschließt der Cervix einen cylindrischen Kanal mit einem sehr engen Lumen und so dicker Wand, dass die Länge des Halses nur um ein wenig die Breite übertrifft. Nach

außen findet sich nur an der Hinterfläche eine Bekleidung durch die Serosa in der ganzen Länge, an der Vorderfläche dagegen schlägt das Peritoneum etwa in der Mitte des Halses auf die Hinterwand der Blase um. Dieses Verhalten fanden wir auch am nicht schwangeren Apparat und kommt mit dem menschlichen Zustand überein.

An der Wandverdickung sind Muscularis und Mucosa in gleichem Maße betheiligt. Die ansehnliche Entwicklung der Muskelschichten bildet einen starken Gegensatz zu der schwachen Ausbildung der Muskulatur des Uteruskörpers. Sehr auffallend ist es, dass am letztgenannten Theile der Gebärmutter die Muskelschicht so wenig entwickelt ist. Es bleibt eine ziemlich dünne Lamelle, welche durchschnittlich nicht dicker ist als $1\,^1/_2$ mm. Dabei ist derselbe im Fundus uteri schwächer als in dem unteren Abschnitt des Corpus uteri. Auch Breschet und Turner (17) machen auf die Zartheit der Muscularis im Corpus uteri der schwangeren Affen aufmerksam. Wir dürfen hieraus wohl schließen, dass der Gebärakt bei den Affen mit viel weniger Widerstand verbunden sein wird als beim Menschen. Bei dem Übergang vom Corpus in den Cervix uteri verdickt sich die Muscularis ziemlich plötzlich auf das Vierfache, um sich wieder sehr verschmälert in die Vaginalwand fortzusetzen. Auch hier ist der Übergang ein ziemlich plötzlicher. Über die Verlaufsrichtung und Anordnung der Muskelfasern habe ich keine Untersuchungen angestellt.

Die Schleimhaut des Cervix ist die direkte Fortsetzung jener des Corpus uteri. Bis sehr nahe dem Ostium internum hat die Schleimhaut des Uterus sich in die Decidua vera umgebildet. Dieselbe war äußerst locker mit der Muscularis verbunden mit Ausnahme des das Ostium internum direkt umgebenden Theiles. Schon der sich noch im Uterus findende Abschnitt der Schleimhaut legt sich in radiär angeordnete Falten (Taf. XXX Fig. 3), welche nach dem Ostium hin immer tiefer werden und sich fortsetzen in das stark entwickelte System von Längsfalten, welche die Schleimhaut des Cervix kennzeichnet.

Der Canalis cervicalis war ganz von diesen Schleimhautfalten verschlossen, weder das Ostium internum noch das Ostium externum standen offen. Es fand sich im Kanal noch nichts von der zähen Schleimmasse, welche bei den übrigen Objekten in so außerordentlich großer Quantität anwesend war.

Der Uterus II zeigte schon nicht unwesentliche Unterschiede mit dem vorher beschriebenen. Doch hatten dieselben nur Bezug auf die innere Struktur des Cervix, weniger auf dessen äußere Form. Dieselbe

war, wie schon früher erwähnt, auch bei diesem Objekt noch cylinderförmig. Auch die Beziehungen der Serosa sind dieselben geblieben. Im Inneren sind hauptsächlich folgende Umbildungen zu verzeichnen. Die Muscularis hat sich noch mehr verdickt. Die Wand ist in Folge davon so mächtig entwickelt, dass der Cervix nach einem Längsschnitt nur schwierig sich eröffnen lässt (s. Taf. XXX Fig. 4). Von großer Bedeutung ist es, dass diese mächtigere Entfaltung der Muscularis sich an die Entstehung einer Portio vaginalis knüpft. Diese Portio vaginalis hatte mit dem gleichnamigen Gebilde beim Menschen die Besonderheit gemein, dass die hintere Partie (von einer hinteren Lefze des Ostium internum konnte man bei diesem Objekt nicht sprechen) stärker entwickelt war, als die vordere. Der Fornix vaginae ist an der Hinterseite tiefer als an der Vorderseite. Breschet (l. c. pag. 441) fand bei Cercopithecus sabaeus gerade das Gegentheil. Bei dem von diesem Autor untersuchten Objekt dieser Species war das Labium anterius der Portio vaginalis 5—6 mm größer als das Labium posterius. Da das Ostium exterum nicht spaltförmig war, sondern rund, stellte die Portio vaginalis eine Art Ring dar, welcher, eine runde Öffnung umschließend, nicht in seiner ganzen Cirkumferenz gleich breit war. Im Gegensatz zum menschlichen Zustande ragt die hintere Portion weiter in die Scheide herab.

Fig. 12.

Cervix des Uterus II. Bezeichnung wie in Fig. 11.

Wenn wir ins Auge fassen, dass wir weder bei dem im Anfang beschriebenen nicht schwangeren Uterus eine Portio vaginalis fanden, noch bei Uterus I etwas Derartiges antreffen, so erscheint desshalb die Portio vaginalis als eine vom Organismus erst in einer späteren Phase der Gravidität getroffene Einrichtung. Sie entsteht nicht durch eine aktive Wanderung des Vaginalrandes auf die Außenfläche des Cervix uteri, sondern als ein Produkt des hypertrophirenden Cervix muscularis. Die Entstehung der Portio vaginalis ist bei Semnopithecus desshalb noch an die Funktion des Uterus gebunden. Bei den höheren Formen ist dasselbe nicht mehr der Fall, die Portio ist hier schon im Voraus anwesend. Auch in dieser Hinsicht hat sich ein morphologisches Merkmal, welches bei Semnopithecus so zu sagen auf den Reiz der Funktion wartet, um zu entstehen, bei höheren Formen in ein schon vom Anfang an daseiendes Untertheil des Uterus umgebildet.

Man wolle sich erinnern, dass Gleiches vom Cervix uteri konstatirt werden musste.

Auch bezüglich der Schleimhaut ist eine Besonderheit zu erwähnen. An der Vorderwand des Cervix war dieselbe im Vergleich mit Uterus I nicht ansehnlich verdickt; an der Hinterseite dagegen hat sie sich lokal sehr verdickt und wohl derart, dass sie im oberen Theil des Cervix eine dicke breite zungenförmige Lefze hat entstehen lassen (s. Fig. 4 Taf. XXX). Dieselbe war mittels breiter Basis mit der übrigen Cervicalschleimhaut verbunden, und stellte einen frei im Canalis cervicalis herabhängenden Saum dar. Der Raum zwischen ihr und Cervicalwand war noch nicht sehr tief. Nach der Seite hin flachte sich dieser Saum ab.

Das folgende Objekt wird uns lehren, dass es auch an deren Vorderwand zur Bildung eines derartigen Schleimhautsaumes kommt, und wir werden später sehen, welche große Rolle diese Schleimhautbildungen spielen. Aus Gründen, welche bald deutlich werden, schlage ich für das ganze Gebilde den Namen »Portio occludens« vor und unterscheide davon ein Labium anterius und ein Labium posterius.

Bei Uterus II ist es, wie aus der vorangehenden Beschreibung hervorgeht, erst zur Entstehung des Labium posterius der Portio occludens gekommen. Die Muskulatur betheiligt sich an der Entstehung dieser Portio nicht, sie ist ausschließlich ein Produkt der Schleimhaut. Das Oberflächenrelief derselben hat sich indessen nicht unwesentlich geändert. Während im indifferent gebliebenen unteren Theil die Mucosa tiefe, in der Längsrichtung verlaufende Furchen und Falten zeigt, wie wir es auch bei Uterus I kennen gelernt haben, ist die Oberfläche der Portio occludens viel flacher geworden, zwar zeigt dieselbe noch Furchen, diese sind dennoch viel kürzer und weniger tief als im unteren Theil. Nach dem Ostium internum hin zeigen sich wieder einige tiefere Furchen, welche sich ein wenig über der Uterusschleimhaut ausdehnen (s. Fig. 4 Taf. XXX). Das Ostium internum selbst war bei diesem Objekt nicht, wie bei Uterus I geschlossen, es stand offen und war spaltförmig, wie aus Fig. 5 Taf. XXX ersichtlich ist.

In Folge der Entstehung der Portio occludens ist der Cervixkanal nicht mehr so einfach gestaltet wie es bei Uterus I der Fall war. Unterhalb der genannten Portio findet sich ein Abschnitt mit weiterem Lumen; der obere Abschnitt hat die ursprüngliche Lichtungsweite beibehalten. Die Unterscheidung beider Theile als Pars superior

und Pars inferior canalis cervicalis scheint mir die einfachste und zweckmäßigste. Die Kommunikation zwischen beiden Theilen werde ich weiter als »Ostium intermedium« anführen. Wie aus Fig. 12 hervorgeht, liegen die drei Ostien des Canalis cervicalis noch in einer geraden Linie. Das ganze Lumen des Canalis cervicalis war strotzend gefüllt mit einem äußerst harten Schleimpfropf, worüber weiter unten die Rede sein wird.

Der Uterus III zeigt uns wieder einen mehr differenzirten Zustand. Die äußere Form des Cervix hat sich, wie früher erwähnt, nicht unbeträchtlich geändert; statt cylindrisch, ist der Hals blasenförmig geworden, und an der Hinterseite durch eine tiefe Einschnürung vom Corpus uteri abgesetzt (Fig. 7). Mit dieser äußeren Formänderung sind ansehnliche innere Differenzirungsvorgänge verknüpft.

Die Portio vaginalis ist bei diesem Objekt (Fig. 13) viel deutlicher ausgeprägt, viel selbständiger geworden und dieses sowohl in seiner hinteren als in seiner vorderen Portion, wiewohl doch immer der letztgenannte Theil weniger breit ist als der erstgenannte. Was uns aber unmittelbar trifft, ist, dass die Wand der Portio vaginalis viel dünner geworden ist, ein Umstand, welcher auf der sehr merkwürdigen Thatsache beruht, dass die Muscularis des Halses, und nicht nur allein im Bereiche der Portio vaginalis, sondern des ganzen Cervix, sich stark verdünnt hat und desshalb auf eine Durchschnittsdicke zurückgesunken ist, welche jene des Corpus uteri nur wenig übertrifft. Vergleicht man die Figg. 12 und 13 mit einander, dann könnte man den Sachverhalt derart umschreiben, dass die Muscularis nur an Dicke verliert, um dadurch an Oberfläche zu gewinnen. Die Anordnung der kontraktilen Elemente scheint sich umgeändert zu haben. Es ist dadurch die Wand des Canalis cervicalis viel ausgedehnter geworden, das umschlossene Lumen viel geräumiger. Dieser Zuschuss kommt jedoch ausschließlich der Pars inferior des Halskanales zu Gute. Indem der obere Theil des Cervix sich nicht erweitert, kommt die so eigenthümliche Form des Halses zu Stande, welche an den Hinterleib einer Kreuzspinne erinnert.

Fig. 13.

Cervix des Uterus III. Bezeichnung wie in Fig. 11.

Auch die Schleimhaut hat nicht unwichtige Umänderungen erlitten. Wenn wir zunächst schon Bekanntes betrachten, dann sehen

wir, dass das Labium posterius der Portio occludens an Mächtigkeit zugenommen hat, und dass dessen freier Rand viel weiter ins Lumen des Halses herabragt. Dem Labium posterius gegenüber ist indessen ein zweiter Schleimhautsaum an der Vorderwand entstanden, welchen ich als das Labium anterius der Portio occludens bezeichne. Das Labium anterius ist, wiewohl es später angelegt ist als das Labium posterius (bei Uterus II fehlt es noch ganz), schon viel stärker entfaltet als die hintere Lefze, es hängt tiefer ins Lumen des Halses herab. Sowie die beiden Labien getrennt zur Anlage kommen, so bleiben sie auch morphologisch von einander gesondert. In so weit sie frei ins Lumen des Cervix herabhängende Gebilde sind, sind sie auf Vorder- und Hinterfläche beschränkt, und haben freie seitliche Ränder. Ein Horizontalschnitt durch die Pars superior des Canalis cervicalis würde desshalb etwa ein Bild geben, wie in Fig. 14 dargestellt ist, die beiden Labien sind mit ihrer Unterfläche mit der übrigen Schleimhaut in Zusammenhang, während ein derartiger

Fig. 14. Fig. 15.

Horizontalschnitte durch den Cervix III.
Fig. 14 im Pars superior. Fig. 15 im Pars inferior.

Schnitt durch die Pars inferior ein Bild wie in Fig. 15 liefern wird. In den älteren Stadien nähern sich die Seitenränder beider Abschnitte der Portio occludens wohl, allein die paarige Anlage bleibt immer noch deutlich. Die funktionelle Bedeutung beider Abschnitte ist, wie wir bald sehen werden, eine ganz verschiedene.

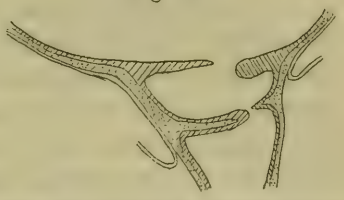
In Folge der Umbildungen in der Wand des Halses ändert sich die Form des Canalis cervicalis in ganz eigenthümlicher Weise. Das Ostium internum war auch hier spaltförmig, aber es war, im Gegensatz zum Uterus II, durch die Verdickung der Schleimhaut in der Vorderwand des Halses geschlossen (man vergleiche dazu Fig. 6 Taf. XXX).

Die Pars superior des Canalis cervicalis war wenig geändert, sie war nur etwas länger geworden in Folge des Längenwachsthums beider Labien der Portio occludens. Das Ostium intermedium wird im Gegensatz zum Uterus II von den beiden Labien der Portio occludens umgrenzt. Da deren Labium anterius weiter herabhängt als das Labium posterius, steht die Eingangsebene schräg nach hinten

gerichtet, gerade umgekehrt desshalb als jene des Ostium externum. Einen sehr eigenthümlichen Eindruck macht es, wenn man durch das — bei diesem Objekt offen stehende — Ostium externum in den sehr geräumigen Untertheil des Cervixkanals blickt. Man sieht dann die Portio occludens mit deren Ostium gerade wie eine im Cervixkanal steckende, aber nach hinten verdrehte Portio vaginalis. Der Rand des Ostium intermedium ist dabei viel dicker und reicher an Schleimhautfalten als jener des Ostium externum.

Die Form der Pars inferior des Canalis cervicalis ist am meisten geändert. Statt einen cylindrischen Kanal stellt sie einen pilzhutförmigen Raum dar, dessen Konkavität nach oben gerichtet ist. Die drei Ostien liegen bei diesem Objekt nicht mehr in einer geraden Linie.

Fig. 16.



Cervix des Uterus IV. Bezeichnung wie in Fig. 11.

In Fig. 16 findet man den Medianschnitt des unteren Theiles von Uterus IV schematisch wiedergegeben.

Der Cervix hat sich in diesem älteren Stadium der Schwangerschaft wieder nicht unansehnlich verändert, weichen doch die Bilder 13 und 16 sehr stark von einander ab. Was in dem Zeitraum zwischen diesen beiden Stadien der Gravidität geschehen ist, lässt sich sehr kurz angeben: das Ostium internum des Canalis cervicalis ist verstrichen. Ich weise darauf hin, dass bei der Besprechung der äußeren Form ins Licht gestellt wurde, dass die Grenze zwischen Corpus und Cervix uteri IV und V ausgewischt war, es kommt durch Untersuchung des inneren Baues des Cervix heraus, dass damit nicht ein gänzliches Schwinden des Cervix als gesonderter Gebärmuttertheil verbunden ist. Betrachten wir jetzt den umgebildeten Cervix näher.

Die Muscularis hat ungefähr ihre Dicke behalten wie in Uterus III, und setzt sich fort in die beiden Labien der Portio vaginalis. Die Form der Portio vaginalis hat sich nur in so weit geändert, als die beiden Labien mehr horizontal stehen, die Portio desshalb weniger in den Vaginalraum hineinragt. Das Labium anterius ist klein geblieben, hat einen scharfen Rand, während jener des Labium posterius sich verdickt hat. Das Ostium externum war, im Gegensatz zum Uterus III, bei diesem Objekt geschlossen. Am meisten interessirt hier das Betragen der Portio occludens. Während

beim Uterus III die beiden Labien derselben herabhängen, finden sich dieselben bei Uterus IV horizontal gestreckt. Man kann sich diesen Zustand derart zu Stande gekommen denken, wenn man sich vorstellt, dass das Ostium internum des Halskanals sich allmählich erweitert, in Folge dessen wird die Pars superior des Canalis cervicalis erst trichterförmig gewesen sein, um unter allmählicher Erweiterung schließlich ganz als besonders abgegrenzter Raum zu verschwinden, um dadurch zur Vergrößerung des Cavum uteri beizutragen. Es ist selbstverständlich, dass dadurch der untere Theil der Uterushöhle nicht unansehnlich zugenommen hat, und dieses wird vielleicht wohl der Zweck dieses Processes sein. Daneben verdient noch Erwähnung der Umstand, dass der weiche Geburtskanal in Folge dieses Vorganges verkürzt worden ist.

Die ursprünglich einander zugekehrten Wandflächen beider Labien der Portio occludens bilden jetzt einen Theil der Innenfläche der Uterushöhle; die Kommunikation zwischen dieser Höhle und dem Canalis cervicalis wird jetzt nicht mehr durch das Ostium internum, sondern durch das Ostium intermedium dargestellt. Da die freien Ränder der beiden Labien ziemlich weit von einander entfernt sind, klafft letztgenanntes Ostium, wie aus Fig. 7 Taf. XXX ersichtlich, sehr stark. Das Labium posterius ist länger, dagegen dünner als das Labium anterius; erstgenanntes endet mit einem scharfen, nur wenig eingeschnittenen, letztgenanntes mit einem dicken, abgerundeten Rand, gerade umgekehrt desshalb als bei der Portio vaginalis. Beide Labien haben sich lateralwärts ausgedehnt, es schiebt sich selbst an den beiden Seiten des Ostium intermedium der freie Rand des Labium posterius ein wenig über jenen des Labium anterius. Somit hat jetzt die Portio occludens die Form einer Blendung erlangt mit einer spaltförmigen Öffnung. Die Schleimhaut der dem Cavum uteri zugewendeten Fläche des Labium posterius ist dabei ganz glatt geworden, jene des Labium anterius hat ihre Furchen behalten (s. Fig. 7 Taf. XXX).

Der Canalis cervicalis ist auf seine Pars inferior reduzirt. Man kann es in diesem Zustand umschreiben als einen sehr weiten, kurzen Kanal, nach oben durch ein weites Ostium im Cavum uteri sich öffnend, nach unten ganz verschlossen. Boden und Dach des Kanals bestehen aus parallel gestellten Wänden. Der vordere Abschnitt, welcher oben und unten durch die beiden Labia anteriora begrenzt wird, ist viel enger als der hintere. Die den ganzen Raum auskleidende Schleimhaut zeigt eine reiche Faltenbildung.

Die ganze Höhle, welche jetzt der Form nach besser als Cavitas cervicalis angeführt werden darf, ist ausgefüllt mit einer außerordentlich großen Menge Schleim von sehr zäher Beschaffenheit. Durch das Ostium intermedium hindurch setzt sich außerdem diese Masse fort in die Cavitas uteri und füllt hier noch einen spaltförmigen Raum aus zwischen den Eihüllen und der uterinären Fläche der Portio occludens. Diese Schleimmasse hat vielleicht in zweierlei Richtung eine mechanische Bedeutung. Eine erste darf darin gesehen werden, dass sie die Cavitas cervicalis auszudehnen im Stande ist, wenn der Geburtsakt angefangen hat, und die Frucht diesen großen Schleimpfropf vor sich austreibt, sie würde desshalb die weichen Geburtswege für den Partus präpariren. Andererseits bildet sie eine sehr ansehnliche Verdickung im Boden der Cavitas uteri, und auch dieses ist gewiss nicht ohne Bedeutung wenn man in Anmerkung nimmt, dass der knöcherne Geburtskanal bei Semnopithecus in viel geringerem Grade als beim Menschen zur Stütze der Frucht verwendet werden kann. Denn die eigenthümliche Form aller Affenbecken — und die Anthropoiden bilden hierin keine Ausnahme — bringt es mit sich, dass man hier strictiori sensu nicht gut von einem knöchernen Geburtskanal reden kann. Denn die obere Spitze der Symphyse liegt fast immer niedriger als die untere Grenze des Sacrum. Stellt man das Thier in vertikalen Stand — eine Haltung, welche es doch oft bei dem Klettern auf den Bäumen annehmen wird, — so ist der knöcherne Beckenkanal entweder ventralwärts oder — in dem unteren Theil — dorsalwärts offen. Das Becken bildet desshalb im vertikalen Stand nirgends einen festen geschlossenen Ring; die mechanische Bedeutung des sehr beweglichen Schwanzes darf wohl freilich gleich Null gesetzt werden. Das Gewicht des Fötus muss dadurch größtentheils vom Uterusboden selbst getragen werden. Das konnte nun erreicht werden durch starke Verdickung der Wände vom Cervix, und diese Vorrichtung sahen wir bei Uterus I und II, welche jüngeren Phasen der Gravidität entsprachen. Der Geburtsakt fördert jedoch einen Kanal mit weitem Lumen, womöglich schlaffwandig. Dieses sehen wir bei Uterus III und IV zu Stande kommen, da aber dadurch die mechanische Stützfunktion des Cervix verloren geht, wird dieselbe übernommen von der sich zu gleicher Zeit entwickelnden Schleimmasse. Und die Materie derselben war von einer derartigen Zähheit und Hartheit, dass ich, ehe ich den Cervix geöffnet hatte, gar keinen Verdacht schöpfte, hier Schleim anzutreffen, denn der ganze Cervix und der

untere Theil des Uterus fühlte sich an wie eine harte, gar nicht kompressible Masse, etwa wie eine stark verdickte Muskelwand.

Vielleicht kommt diesem Schleimpfropf, wenn ich denselben mit diesem Namen bezeichnen darf, noch eine weitere Bedeutung zu. Bei dem letzten Objekt — Uterus V — werden wir sehen, dass derselbe noch an Mächtigkeit zugenommen hat. Nun fand ich, dass selbst bei Uterus V, welcher wohl im letzten — wenn nicht allerletzten — Stadium der Gravidität sich fand, wie bei allen übrigen, die Fruchtblase ziemlich eng war, auch aus der Haltung der Frucht war es deutlich, dass der ganze Raum der Uterushöhle nur gerade ausreichte um die Frucht zu beherbergen. Es hat nun den berechtigten Zweifel an sich, dass das Ostium externum bei Semnopithecus nicht durch die enge, der Frucht unmittelbar anliegende Blase, sondern durch diesen Schleimpfropf geöffnet wird. Sein großer Umfang, Hartheit und Zähheit macht ihn dazu außerordentlich geeignet.

Fig. 17.

Cervix des Uterus V. Bezeichnung wie in Fig. 11.

Wir können jetzt zur Beschreibung des letzten Objektes — Uterus V — übergehen. Die Besprechung der stattgefundenen Umänderung, im Vergleich mit Uterus IV, kann sich an den Medianschnitt Fig. 17 anschließen. Was in dem Zeitraum zwischen dem in dieser Figur wiedergegebenen Zustand, und jenem in Fig. 16 abgebildeten, geschehen ist, ist sehr leicht einzusehen; zum größten Theil ist die Cavitas cervicalis verschwunden. Dieses geschah unter gleichzeitiger Entstehung sehr typischer topographischer Beziehungen zwischen Portio occludens und vaginalis, welche es deutlich machen, wesshalb ich für die sehr eigenthümliche Shhleimhautbildung bei Semnopithecus den Namen Portio occludens wählte. Wie aus Fig. 17 genügend hervorgeht, ist die Grenze zwischen Cervix und Corpus uteri bei diesem Objekt völlig verschwunden, die Muscularis des Uterus setzt sich ohne merkbare Abgrenzung in jene der Vagina fort, nur die Abspaltung des Muskellagers für die Portio vaginalis deutet noch die Stelle an, wo die Grenze zwischen Uterus und Vagina zu suchen ist.

Die Labien der Portio vaginalis haben sich nur wenig verändert. Der Rand des Labium anterius — wenn man bei diesem Objekt von Labien sprechen darf — ist scharf, jene des Labium posterius

abgerundet. Das Ostium externum (s. Fig. 8 Taf. XXX) ist nicht mehr geschlossen, es bildet eine runde ventralwärts schauende Öffnung. Auch selbst in diesem höchst schwangeren Zustand steht die Eingangsebene des Ostium externum gerade umgekehrt als beim Menschen. Doch vermag man nicht durch das geöffnete Ostium in die Cavitas cervicalis einzudringen, da es von oben her, wie auch aus Fig. 17 ersichtlich ist, ganz und gar verstopft ist durch das Labium anterius der Portio occludens.

Wohl mit dem Zweck letztgenannte Aufgabe besser erfüllen zu können, ist dieses Labium sehr stark entwickelt, und besonders nach dessen freiem Rande hin ziemlich verdickt, nach der Wand des Uterus zu wird es allmählich dünner. Im Vergleich mit Uterus IV hat gleichfalls das Labium posterius der Portio occludens an Größe zugenommen. Vom Cavum uteri aus betrachtet ist dem zufolge von der ursprünglich selbständigen Anlage beider Lefzen wenig oder nichts mehr wahrzunehmen, denn nach den Seiten hin gehen die bei diesem Objekt so eigenthümlich umgebildeten Ränder beider Labien kontinuirlich in einander über.

Das Cavum cervicis hat eine ganz andere Form bekommen und auch dessen auskleidende Schleimhaut hat sich stellenweise in sehr eigenthümlicher Art umgebildet. Das Ostium intermedium, welches auch hier den Zusammenhang zwischen Cavum uteri und Cavum cervicis vermittelt, ist in Fig. 9 auf Taf. XXX abgebildet. Es steht ziemlich weit offen und ist spaltförmig. Die Schleimhaut der Portio occludens hat sich jedoch in dessen Bereich merkwürdig verändert. An der Vorderseite zeigt die uterinäre Fläche nach der Uteruswand hin ein netzförmig angeordnetes System von Falten. Es macht dabei den Eindruck als ob die Decidualbildung hier auf die Portio occludens sich fortgesetzt hat, und dass dieses Faltensystem Decidualgewebe ist, welches weitmaschige Räume umschließt, ähnlich an jenen, welche im übrigen Theile der Uteruswand zur Beobachtung kamen. Die bei den vorangehenden Objekten beschriebene Schleimmasse war in großer Quantität bei diesem Objekt in den Uterus eingedrungen und füllte die Maschen des Reticulum ganz aus.

Nach dem Ostium hin hat die Schleimhaut sich aufgelöst in eine große Menge fadenförmiger Ausläufer von ungleicher Länge, welche die direkte Fortsetzung des erwähnten Reticulum bildeten. Diese Filamente waren eingebettet in die zähe Schleimmasse, welche sich, wie gesagt, vom Cavum cervicis ins Cavum uteri fortsetzte.

Auch an der Unterfläche des hinteren Theils der Portio occludens hat sich die Schleimhaut in ähnlicher Weise umgestaltet, der Umbildungsprocess schien hier schon viel weiter fortgeschritten.

Über die Bedeutung dieser Schleimhautfäden würde uns vielleicht ihre Entstehungsweise Auskunft geben. Es giebt hier doch mehrere Möglichkeiten. Es ist nämlich denkbar, dass diese Zotten Bildungsprodukte der Schleimhaut sind, Auswüchse, welche die Aufgabe haben die Oberfläche zu vergrößern und dadurch die Produktion der Schleimmassen zu fördern. In diesem Fall würden diese Filamente eine Art Sekretionspapillen darstellen. Es kann aber auch dieser Einrichtung eine ganz andere Bedeutung zugeschrieben werden. Das Stadium des Uterus V ruft als von selbst die Frage wach: was geschieht mit der Portio occludens während oder unmittelbar vor dem Geburtsakt? Es bildet dieselbe doch beim Uterus V einen Verschluss dieses Organs, ein Impediment für die Frucht, welches auf irgend eine Weise entfernt werden muss. Und es lässt sich nun sehr gut vorstellen, dass diese Entfernung mittels einer schleimigen Degeneration vor sich geht.

Ich lege Nachdruck darauf, dass ich hierbei nicht eine schleimige Verflüssigung im Auge habe, die Schleimmasse im Cavum cervicis und unterem Theil des Cavum uteri war, wie schon gesagt, das Entgegengesetzte von flüssig, vielmehr äußerst hart und zäh. Besonders der hintere Theil der Portio occludens war ganz von dieser Masse umschlossen, welche ebenfalls die Spalten zwischen den Schleimhautfäden und die Maschen des Reticulum ausfüllte. Die Faden waren nun locker, leicht abziehbar mit der Unterlage verbunden. So wie ich sie bei diesem Objekt fand, würden sie gewiss beim Anfang des Geburtsaktes, wenn die Schleimmasse, in welche sie hineinragten, herausgepresst würde, abgerissen werden. Und Angesichts dieser Thatsache ist die Frage berechtigt, ob die Zotten nicht der Ausdruck sind einer schon theilweise zu Stande gekommenen schleimigen Degeneration der Portio occludens, ein Vorgang, durch welchen einerseits die für die Eröffnung des Uterus gewiss bedeutungsvolle Schleimmasse stark vermehrt wird, andererseits das Impediment, welches die Portio occludens für diesen Vorgang bildet, beseitigt wird. Der Umstand, dass die zottige Auflösung im hinteren Theil der Portio occludens schon weiter fortgeschritten ist als im vorderen Theil, wird in Connex mit obenstehender Betrachtungsweise deutlich, wenn wir, wie aus Fig. 17 deutlich hervorgeht, die Erscheinung ins Auge fassen, dass die hintere Portion für

den Verschluss des Uterusmundes bedeutungslos ist, und desshalb schon eher aufgelöst werden kann. Es ist bedauerlich, dass die anschließenden Stadien vermisst werden, es bleibt dadurch eine gewiss höchst interessante Frage offen.

Auch die mikroskopische Untersuchung des Labium posterius war nicht im Stande, die Frage nach der Entstehungsursache und Bedeutung dieses Reticulum und Faltensystems genügend zu lösen. In Fig. 18 gebe ich einen Schnitt durch das Labium posterius wieder, senkrecht auf die Hauptrichtung der Falten. Die Unterlage wird gebildet durch den noch kompakten Theil des Labium, nach unten zu bekleidet durch eine Lage dicht gedrängter platter Kerne. Das mit Muchaematein (Mayer) und Eosin gefärbte Präparat lässt keine Zellgrenze unterscheiden, da die sehr stark Schleim haltenden Zellen sehr intensiv und regelmäßig tingirt sind. An zwei Stellen schneidet

Fig. 18.

Durchschnitt durch ein Stück des Labium posterius der Portio occludens des Uterus V. Vergrößerung etwa 75 mal.

die oberflächliche Zellschicht tief, dabei fast parallel an der Oberfläche ein. Die kompakte Masse der Unterlage besteht aus gleichmäßig angeordnetem fibrillären Bindegewebe, in welchem die Entwicklung des Gefäßsystems nicht auffallend stark war. Auf diese Unterlage folgt nach dem Cavum uteri hin die cavernöse oder spongiöse Masse der Portio. Deren tiefere Lage besteht aus Lakunen von ungleicher Ausdehnung und unregelmäßiger Gestalt. Nach oben zu entwickeln sich daraus die Falten und Filamente, bald einfach, bald in ganz sonderbarer und unregelmäßiger Weise verästelt. Die Art der Verästelung macht den Eindruck, als ob diese wunderbaren Formen hervorgegangen sind aus einem Reticulum, dessen Maschen an mehreren Stellen durch Auflösung der Zwischenwand konfluirt sind. Die Grundmasse der Maschen des Reticulum und der Falten bestand aus lockerem fibrillären Bindegewebe, welches nur arm an Zellkernen sich erwies. Kontinuirlich war jedoch die ganze Außenfläche aller

Zotten und Maschen bedeckt von den dicht zusammengedrängten kleinen Kernen, durch welche Auskleidung sich auch die untere Fläche des Labium auszeichnete. Und auch hier waren keine gesonderten Zellkörper zu unterscheiden, es schien, als wären die Kerne in eine dünne Schleimschicht gelagert. Die ganze spongiöse Schicht des Labium war mit Schleim ausgefüllt.

Das mikroskopische Bild macht den Eindruck, als ob es sich hier um eine Art Decidualbildung von sehr bestimmtem Charakter handelt, — indem nämlich die Bildung der bekannten typischen Decidualzellen unterbleibt. Ich stelle mir den Vorgang derart vor, dass wir in den unregelmäßigen Lakunen, die sehr erweiterten Lumina von Uterindrüsen zu erblicken haben, welche sich ausdehnen, während allmählich die Zwischenwände zerstört werden. Durch stellenweise Auflösung der meist oberflächlichen Lage kommt es dann zur Bildung der unregelmäßigen Falten und Filamente, welche ich vorher beschrieb.

Was nun schließlich das Cavum cervicis des Uterus V anlangt, so ist es im Verhältnis zum Uterus IV viel niedriger geworden und von sehr unregelmäßiger Gestalt. Die schon bei Uterus IV viel kleinere vordere Hälfte ist fast ganz verschwunden, auf einen schmalen Spalt reducirt, zwischen Labium anterius der Portio vaginalis und vorderen Theil der Portio occludens. Da letztgenannter das Ostium externum uteri ganz verschließt, besteht weder für diesen Theil des Cavum cervicis noch für den hinteren Abschnitt eine offene Kommunikation mit der Vaginalhöhle. Auch die beiden Ostien des Cervix sind hinsichtlich einander verschoben, wodurch der Verschluss des Uterus ein vollkommener geworden ist.

Mit Obenstehendem haben wir die Umbildungen des Cervix uteri während der Schwangerschaft als einen sehr merkwürdigen und vom menschlichen Zustande völlig verschiedenen Process kennen gelernt. Bis jetzt war über dieses Thema in der Litteratur so gut wie nichts mitgetheilt worden. Die Autoren, welche sich vorher mit der Untersuchung schwangerer Affenuteri und Affenembryonen beschäftigt haben, lenkten ihre Aufmerksamkeit hauptsächlich auf die Placenta.

Breschet bildet in seiner früher erwähnten Arbeit einen eröffneten Uterus sammt Cervix einer Simia sabaea (Cercopithecus sabaeus) ab. Der Cervix führt hier einen einfachen, durch ein weit geöffnetes Ostium internum mit dem Cavum uteri kommunicirenden Kanal, ist noch deutlich äußerlich vom Corpus uteri abgesetzt und besitzt eine sehr dicke Muskelwand, giebt desshalb einen Zustand

wieder, welcher wohl mit dem beschriebenen Uterus I übereinstimmt. Auch aus der Beschreibung des Embryo folgt, dass die Schwangerschaft noch nicht weit gefördert war. Von einer Portio occludens ist hier noch nichts zu sehen. Jedoch fand sich hier schon im oberen Theil des Canalis cervicalis ein Schleimpfropf. Bei einem anderen anscheinend noch jüngeren Objekt, welches der Autor ebenfalls abbildet, fehlte derselbe. TURNER (17) fand bei einem graviden Uterus von Macacus cynomolgus den Cervix gefüllt mit einem »colourless viscid mucous plug«. Von demselben Objekt sagt er (l. c. pag. 529), dass das Cavum uteri mit dem Canalis cervicalis kommunicirte mittels eines deutlichen inneren Mundes, dessen Labium ringförmig das Ostium umgrenzte. Die Schleimhaut des Cervix zeigte eine Faltenbildung »so as to form an arrangement somewhat like the arbor vitae in the human cervix«. Es ist aus der Beschreibung nicht deutlich, ob das von TURNER genannte Ostium internum diesem in der That entsprach, oder ob es das Ostium intermedium war, das hier schon durch die ringförmig umgebildete Portio occludens umgrenzt war.

Ehe ich zur Beschreibung der Placentae übergehe, wünsche ich noch kurz einen Punkt hervorzuheben, der mir nicht ohne Interesse scheint. Er betrifft die anatomischen Merkmale des Uterus.

Bei der Beschreibung des nicht schwangeren Uterus habe ich hervorgehoben, dass bei dem für diese Untersuchung verwertheten Objekt keine Portio vaginalis anwesend war, und auch ein Ostium internum fehlte, d. h. dass eine Sonderung des Uterus in Corpus und Cervix nicht angedeutet war. Bei drei alten Semnopitheci dagegen fand ich deutlich ein Ostium externum von einer schmalen Hinterlippe begrenzt, während eine Vorderlippe fehlte.

Es sind uns desshalb bezüglich der Portio vaginalis drei Zustände bekannt geworden: erstens bei einem jungen Individuum keine Portio vaginalis; zweitens bei graviden Individuen eine allmählich sich stärker differenzirende Portio vaginalis, mit einer großen Hinterlippe eine kleine Vorderlippe; drittens ältere nicht gravide Individuen mit einem spaltförmigen Ostium externum und kleiner Hinterlippe, während die Vorderlippe fehlt. Welche Beziehung besteht nun zwischen diesen drei Zuständen? Es kommt mir vor, dass hier die Frage gewiss Berechtigung verdient, ob das Fehlen einer Portio vaginalis nicht das Zeichen eines virginalen Uterus darstellt. Der Zusammenhang mit den übrigen Zuständen würde dann derart aufgefasst werden müssen, dass die Portio vaginalis, welche sich während der ersten Gravidität entwickelt, nach dem Partus nicht ganz wieder schwindet;

das stark entwickelte Labium posterius bildet sich nur partiell zurück, das schwach entwickelte Labium anterius dagegen ganz. Somit würde das Bestehen einer Portio vaginalis bei Semnopithecus das Zeichen einer durchgemachten Gravidität sein. Nach dieser Auffassung sollte der vorbeschriebene Uterus I, bei welchem selbst ein Labium posterius noch fehlte, einer Primigravida entstammen. Diese Auffassung würde vielleicht den so überaus verschiedenen Befund der Portio vaginalis bei den Affen erklären.

So fand Bischoff (2) bei einem Mycetes ursinus eine Portio vaginalis mit Hinterlippe, bei einem anderen fehlte eine Portio ganz. Von einem Cebus sagt derselbe Autor: »Portio kaum vorhanden, während ich bei einem alten Cebus ein gut entwickeltes Labium posterius fand. Auch bei einem Colobus fehlte nach Bischoff bei einem runden Ostium externum die Portio ganz. Weitere Beobachtungen müssen hier aber noch Entscheidung bringen.

Es sind in der gynäkologischen Litteratur einige seltene Fälle einer Cervixanomalie beschrieben worden, welche hier kurz erwähnt werden müssen, da sich die Frage nicht unterdrücken lässt, ob dieselben in einiger Beziehung stehen mit der oben beschriebenen Portio occludens der Semnopitheken. In seinem Werke über die Sterilität der Ehe beschreibt Müller (10) zwei Fälle von regelwidriger Faltenbildung in der Cervicalhöhle, wovon ich eine unten wörtlich wiedergebe: »Bei einem 20jährigen Mädchen mit normalen äußeren Genitalien und normaler Vagina war der Uterus durch das hintere Scheidengewölbe leicht retroflektirt durchzufühlen. Durch dieselbe war in der Cervicalhöhle eine weiche fleischige Masse zu fühlen. Nach einer vorausgegangenen Erweiterung des Muttermundes durch einen Laminariastift traf man hinter der Öffnung des eigentlichen Muttermundes auf eine Bildung, welche so frappante Ähnlichkeit mit einer dilatirten Vaginalportion zeigte, dass der untersuchende Finger einen zweiten Scheidentheil zu fühlen glaubt. Man hatte es offenbar mit einer Wiederholung der Vaginalportion an einer höher gelegenen Stelle des Cervix zu thun« (vgl. l. c. pag. 294 und Fig. 48). Das Gleiche war ebenfalls beobachtet bei einer 40jähr. alten Frau, welche vor acht Jahren einmal geboren. Eine dritte Beobachtung stammt von E. Bidder von einer 26jähr. Erstgebärenden, bei welcher die starre Membran den Partus behinderte und incidirt werden musste. Müller weist auf die große Ähnlichkeit dieser Bildungsanomalie mit jener Faltenbildung hin, wie sie normaler Weise bei den Schafen vorkommt. Ich beschränke mich auf die Aufwerfung der Frage, ob eine Ver-

wandtschaft bestehen sollte zwischen dieser Cervixanomalie beim Menschen und der Portio occludens der Semnopitheken.

Unsere Befunde stehen schließlich noch in Beziehung mit einer großen Streitfrage auf dem Gebiete der Schwangerschaftslehre, nämlich die Bildung des unteren Uterussegmentes beim Menschen. Ich bin inkompetent in dieser Frage eine Meinung zu haben, und es würde unvorsichtig sein, sich eine solche zu bilden auf Grund von Befunden am Affenuterus. Der Geburtsmechanismus bei den Affen muss doch ziemlich stark von jenem beim Menschen abweichen, eben so wie die Beziehung des schwangeren Uterus zum Beckenkanal eine andere ist als beim Menschen. Doch wünsche ich nur darauf hinzuweisen, dass der obere Theil des Cervix bei den Semnopitheken in den letzten Stadien der Gravidität zur Vergrößerung der Uteruswandung verwendet wird, und dass das Ostium, welches in jüngeren Epochen Cavum uteri und Canalis cervicalis mit einander verbindet, anatomisch nicht dasselbe ist, als jenes, welches in späteren Phasen Cavum uteri und Cavitas cervicalis mit einander in Zusammenhang bringt.

Die Placenta.

Es bestehen bereits mehrere Untersuchungen, welche den Bau und die Form der Affenplacenta zum Gegenstand haben. Angeregt durch die hohe Bedeutung, welche einer genügenden Kenntnis von dem Bau der Affenplacenta zukommt für die Streitfragen der Placentabildung überhaupt, sind in jüngerer Zeit einige Untersuchungen über die feinere Zusammensetzung und die Entstehungsweise der Placenten dieser Thiere publicirt worden. Als solche nenne ich die Arbeiten von Turner (17), Waldeyer (19), Selenka (14), und besonders jene von Hubrecht (7). Bekanntlich ist in jüngster Zeit der letztgenannte Autor mit größtem Scharfsinn der äußerst verwickelten Frage der phylogenetischen Herkunft der Primatenplacenta näher getreten und hat durch seine Befunde der Placentation von Tarsius einen Lösungsversuch gebracht, der eben so unerwartet war, als die Ergebnisse seiner Untersuchungen interessant sind. Die Konsequenzen seiner Entdeckungen an der Tarsiuskeimblase bringen ihn in Streit mit der geläufigen systematischen Anordnung, und der Autor scheut sich nicht auf Grund davon eine systematische Umordnung vorzuschlagen, deren einst erwiesene, jetzt doch immer schon wahrscheinliche Richtigkeit die hohe Bedeutung wird ins Licht stellen, welche der Placenta zukommt für den Aufbau des Stammbaumes der Placentalier. Da es

jedoch nicht mein Unternehmen ist, in diesem Aufsatz Resultate mikroskopischer Untersuchungen mitzutheilen, werden wir die Arbeiten der genannten Autoren nur herbeiziehen, in so weit sie makroskopische Details enthalten.

Über die äußere Form der Placenten ist, wenn wir sämmtliche Angaben von Alt- und Neuweltaffen durchmustern, unsere Kenntnis noch eine sehr lückenhafte. Von den Anthropoiden fehlen, so weit mir bekannt, bis jetzt noch Beschreibungen der Placenta von Orang und Gorilla; dieselbe ist jedoch, nach den Angaben Selenka's, scheibenförmig und einfach wie beim Menschen. Vom Chimpanse fand ich nur eine kurze Mittheilung von Owen (11, Vol. III pag. 746). Der Autor beschränkt sich auf die Mittheilung: »In the Chimpansee the Placenta is single.« Hylobates besitzt eine doppelte Placenta, wie ebenfalls aus einer kurzen Angabe Owen's hervorgeht, und überdies aus einer Abbildung folgt, welche Breschet (3) von einer Gibbonplacenta giebt. Aus dieser Abbildung ist ersichtlich, dass beide Placentae ungleich groß sind. In einer vorläufigen Mittheilung hat auch Selenka (15) die doppelte Placenta als die typische Placentarform des Hylobates angegeben. In seiner späteren sub 14 citirten Arbeit kommt der Autor jedoch auf diese Meinung zurück, wo er (l. c. pag. 197) sagt, dass die doppelte Placenta bei Hylobates eine Ausnahmsform zu sein scheint. Dagegen sei es mir gestattet zu bemerken, dass bis jetzt keine einzige Beschreibung eines Hylobates mit einer einzigen Placenta vorliegt. Die Wahrnehmungen Owen's und Breschet's werden von Selenka nicht erwähnt, und der Autor selbst beschreibt nur ein einziges Specimen, ebenfalls mit einer Doppelplacenta (l. c. pag. 196). Man darf desshalb die Placenta duplex bei Hylobates wohl als Regel betrachten.

In der Duplicität der Placenta zeigt uns Hylobates ein Merkmal, welches bei den geschwänzten catarrhinen Affen Regel ist. Schon die älteste von John Hunter (Animal oeconomy. 1876) gegebene Beschreibung einer Affenplacenta, welche nach Owen (l. c.) von einer Macacus rhesus herkömmlich gewesen sein würde, macht von dieser Eigenthümlichkeit Meldung. Seitdem wurde die gleiche Beobachtung gemacht durch Breschet (l. c.) an zwei graviden Uteri von Cercopithecus sabaeus und an zwei Uteri von Semnopithecus nasicus. Turner (l. c.) konnte die Duplicität der Placenta konstatiren bei Macacus cynomolgus und Cercocebus fuliginosus. Selenka hat uns indessen näher über die Entstehung beider Placentae unterrichtet. Wie auch bei meinen Objekten der Fall war, liegen bei Anwesenheit zweier Placentae die Insertionen am Uterus, die »Haftflecke« Selenka's

immer an der dorsalen und ventralen Wand der Gebärmutter. Selenka unterscheidet dieselbe daher als Dorsoplacenta und Ventroplacenta. Beide Placentae kommen nicht gleichzeitig zur Entwicklung, bald entwickelt sich die Dorsoplacenta am ersten, bald die Ventroplacenta. In ganz jungen Stadien trifft man daher nur eine einzige Placenta an. Selenka fand die Doppelplacenta bei mehreren Specimina von Cercopithecus cynomolgus und bei mehreren Arten des Geschlechts Semnopithecus.

Die Cynocephaliden kennzeichnen sich im Gegensatz zu den übrigen Catarrhinen durch die Einzelheit ihrer Placenta, wie uns eine Wahrnehmung von Breschet bei Cynocephalus sphinx und von Turner bei Cynocephalus mormon lehrt.

Auch die Affen der neuen Welt scheinen nur eine einzige Placenta zu besitzen, wir wissen dieses nämlich mit Bestimmtheit für Mycetes ursinus und Hapale jacchus aus den Untersuchungen von Rudolphi (13). Besonders für Hapale ist dieses eine gewissermaßen merkwürdige Thatsache, da nach Cuvier (5) dieses Thier immer wenigstens zwei, nicht selten selbst drei Junge zugleich gebärt. Auch Rudolphi fand bei seinem Objekt Gemelli und nur eine gemeinschaftliche Placenta, doch getrennte Amnionhüllen. Selenka fand einmal bei Cercopithecus cynomolgus Gemelli mit getrennten Amnionhöhlen, während beide Nabelstränge an der größeren Dorsoplacenta hafteten. Nach Broca (4) würde auch Cebus im Besitze nur einer einzigen Placenta sein. Von diesen Befunden abweichend, besteht eine Angabe eines Neuweltaffen mit doppelter Placenta. Nach einer brieflichen Mittheilung nämlich, welche Schroeder van der Kolk an Breschet gerichtet hat, und vom letztgenannten Autor in seiner mehrfach erwähnten Arbeit mitgetheilt worden ist, geht hervor, dass bei Chrysotrix sciurea zwei Placentae sich entwickeln würden, welche sich als eine größere und kleinere unterscheiden.

Das Objekt, woran Schroeder van der Kolk seine Beobachtung gemacht hat, war jedoch eingetrocknet gewesen, und auch sonst sehr mangelhaft konservirt. Es ist in Folge davon die auch von Breschet ausgesprochene Vermuthung nicht ganz zu unterdrücken, dass es sich hier um eine artificielle Zerreißung einer einzelnen Placenta handelte.

Aus dieser Übersicht geht hervor, dass, wiewohl zur Zeit unsere Kenntnis der äußeren Form der Affenplacenta noch eine sehr dürftige ist, wir im Allgemeinen uns vielleicht dahin aussprechen können, dass den Neuweltaffen vielleicht immer eine einzelne Placenta zu-

kommt, und von den Affen der alten Welt die geschwänzte Form eine doppelte, die ungeschwänzte eine einzelne Placenta besitzt. Hylobates verhält sich in diesem wie die geschwänzten Catarrhinen.

Ich gehe jetzt zur Beschreibung der Placentae meiner Objekte über, welche ich, wie die Uteri, mit den Zahlen I bis V unterscheiden werde.

Bei sämmtlichen Objekten fand ich eine doppelte Placenta. Ich werde dieselbe immer unterscheiden als Hauptplacenta und Nebenplacenta. Das Kriterium der Unterscheidung wird gegeben durch die Insertion der Nabelschnur; jene Placenta, an welcher sich der Funiculus umbilicalis festheftet, wird als Hauptplacenta, die andere als Nebenplacenta angedeutet. In dieser Unterscheidung liegt nicht zugleich ein Ausspruch über eine bestimmte Verschiedenheit in Größe beider Placentae ausgedrückt, denn wie aus den unten gegebenen Zahlen schon ersichtlich ist, hat Broca nicht ganz Recht, wenn er behauptet (l. c.) bei Semnopithecus sei die Placenta, an welcher sich der Funiculus umbilicalis inserirt, immer die größere von beiden. Bei Placenta III zum Beispiel ist das Verhältnis gerade umgekehrt.

Bei allen Objekten war die Placenta in der Mitte des Uteruskörpers an dessen Vorder- und Hinterwand inserirt. In zwei Fällen fand ich die Hauptplacenta an der Vorderwand, in drei Fällen an der Hinterwand des Uterus festgeheftet. Eine Prädilektion scheint desshalb in dieser Richtung nicht zu bestehen, die Hauptplacenta kann sowohl der Dorso- als der Ventroplacenta im Sinne Selenka's entsprechen. Eine Beziehung konnte auch nicht gefunden werden bezüglich der Seite, welche der Embryo der Hauptplacenta zuwendete. In allen Fällen lag der Fötus entweder mit dem Kopf oder mit dem Steiß vaginalwärts, derart, dass Rücken- und Bauchfläche nach den Seitenflächen des Uterus schaute. Die placentafreie Fläche des Embryonalsackes überzog desshalb Rücken- und Vorderfläche des Embryos, welcher in seine enge Hülle seitlich zwischen seine beiden Placentae gefasst war, wie es Fig. 10 Taf. XXX zeigt. Doch muss bemerkt werden, dass diese Lagerung der Frucht nicht eine ganz regelmäßige war; wie aus der letzterwähnten Figur und Textfig. 19 und 20 hervorgeht, war der Rücken entweder ein wenig nach vorn oder nach hinten gerichtet. Die Hauptplacenta war bei den Embryonen I und II mit der linken Seite, bei den übrigen mit der rechten Seite des embryonalen Körpers in Berührung. Auch in dieser Hinsicht besteht desshalb keine feste Regel.

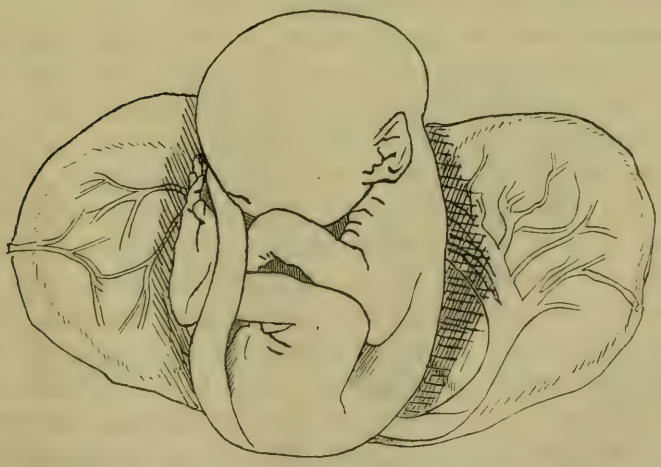
Der enge Raum, in welchem der Embryo gefasst liegt, gestattet

demselben gewiss nicht seine einst eingenommene Haltung zu verändern, wenigstens nicht mehr, wenn er schon die Größe erlangt hat, wie der Embryo I. Bei der Beschreibung der Placenta V werde

Fig. 19.

Haltung des Embryo I. Der Fruchtsack ist durch einen zwischen den beiden Placentae hindurchgehenden Längsschnitt eröffnet.

Fig. 20.



Der Embryo II nach Eröffnung des Fruchtsackes.

ich eine Erscheinung hervorheben, welche zeigt, dass die Frucht in ihrer Hülle fast ganz immobilisirt liegt. Ich hebe diese Eigenthümlichkeit desshalb hervor, da hieraus folgt, dass der Affen-Embryo

bald in Kopf-, bald in Steißlage geboren werden kann, denn bei Fötus I, III und IV lag der Kopf, bei Fötus II und V der Steiß vaginalwärts. In den Fällen von Hunter und Turner war beschrieben, dass der Steiß nach dem Ostium externum gewendet sei, und Turner erhob desshalb die Frage, ob die Steißlage vielleicht bei den Affen Regel wäre. Wie aus meinen Beobachtungen hervorgeht, ist dieses nicht der Fall. Die Placentae waren immer scheibenförmig und mit Ausnahme von Hauptplacenta V durch einen regelmäßigen Rand abgegrenzt. Unten folgen die Maßverhältnisse, in Centimeter ausgedrückt.

	Hauptplacenta.	Nebenplacenta.
Embryo I	L. 6,5, Br. 5	L. 5, Br. 5 (Textfig. 21)
Embryo II	L. 6,5, Br. 5,5	L. 4,7, Br. 4,7 (Textfig. 22)
Embryo III	L. 7,6, Br. 7	L. 7,5, Br. 7,8
Embryo IV	L. 6,7, Br. 6,6	L. 6,3, Br. 6,2
Embryo V	L. 6,9, Br. 6,9	L. 5,2, Br. 5,2

In diesen Maßverhältnissen kommen einige Formeigenschaften zum Ausdruck, welche bei Vergleichung der Objekte sofort ins Auge fallen.

Unter Länge (L.) der Placenta wird jenes Maß verstanden, welches der Längsachse des Uterus entspricht, unter Breite (Br.) jenes, welches senkrecht auf der erstgenannten steht.

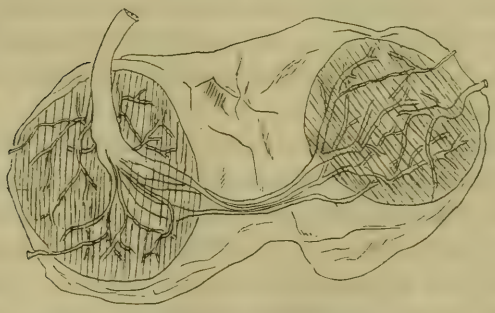
Betrachten wir die Hauptplacenta, so sehen wir, dass dieselbe bei den jüngeren Embryonen (I und II) deutlich elliptisch gestaltet ist, wie auch aus den Textfigg. 21 und 22 ersichtlich ist. Je älter jedoch der Embryo ist, desto mehr rundet sich die Hauptplacenta ab, bis sie bei Embryo IV fast, bei Embryo V ganz kreisförmig geworden ist. Diese Erscheinung darf wohl in Connex stehen mit dem Umstand, dass in den späteren Stadien der Gravidität der Uterus sich mehr in der Breite als in der Länge ausdehnt. Die Nebenplacenta war mit geringer Abweichung bei allen Objekten, auch den jüngeren, kreisförmig. Nur die Placenta III bildet eine, sei es auch wenig ausgesprochene, Abweichung, indem hier das Breitenmaß die Länge übertrifft. Wir werden bei der Besprechung der Gefäßvertheilung die Ursache hiervon, und eben so ein zweites Phänomen, das Verzeichnung verdient, kennen lernen. Vergleichen wir nämlich die Größe der Hauptplacentae mit jener der Nebenplacentae, so sehen wir, dass bei Embryonen I, II, IV und V die Hauptplacenta die größere ist, dagegen ist bei Embryo III die Nebenplacenta umfangreicher. Doch müssen wir hierzu unmittelbar bemerken, dass bei sämmtlichen

Objekten die Hauptplacenta dicker war, als die Nebenplacenta, und auf dieses Verhältnis bildete Embryo III keine Ausnahme. Bei Embryo V tritt uns schließlich noch der ziemlich große Unterschied zwischen den Dimensionen von Haupt- und Nebenplacenta entgegen; hier war letztgenannte viel kleiner als erstgenannte. Auch über die Ursache davon wird uns die Gefäßvertheilung Auskunft ertheilen.

Fig. 21.

Haupt- und Nebenplacenta von Embryo I, von der Fötalfläche gesehen.

Fig. 22.



Haupt- und Nebenplacenta von Embryo II, von der Fötalfläche gesehen. In etwas kleinerem Maßstabe als Fig. 20.

Wie schon gesagt, war bei allen Embryonen die Hauptplacenta dicker als die Nebenplacenta. Bei den Hauptplacentae war es besonders deutlich, dass der centrale Theil dort, wo die Nabelschnur inserirte, der dickste war, nach dem Rand hin ward sie allmählich dünner — die Dicke der Nebenplacentae war eine mehr gleichmäßige. Es erwiesen sich die beiden Mutterkuchen immer aus einer wech-

selnden Zahl Kotyledonen oder Lobuli zusammengesetzt, welche durch seichte Gruben von einander abgegrenzt waren. Dieselben bildeten blumenbeetartige Erhebungen, welche jedoch nur an der maternalen Fläche zu sehen waren.

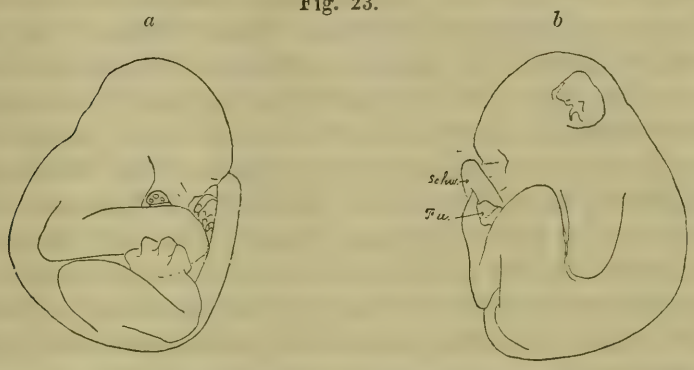
Bei Hauptplacenta V fehlte an einer Stelle das Zottengewebe ganz. Diese Stelle fand sich am Unterrande der Placenta. Bei Beobachtung von der fötalen Fläche sah man hier einen sehr tiefen Eindruck in der Placenta, welche hervorgerufen war durch den Druck, welchen das rechte Knie des Embryo auf die Placenta ausgeübt hatte. In Folge dieser Kompression war an dieser Stelle das Zottengewebe ganz verschwunden, und die Placenta war hier ausschließlich aus den embryonalen Hüllen und die — später zu beschreibende — Lamina compacta der Serotina aufgebaut. Da diese Stelle gerade am Unterrande der Placenta sich fand, besaß dieselbe hier eine 1,5 cm tiefe Incisura. Etwas Derartiges fand sich ebenfalls an der Placenta IV. Hier lag die verdünnte Stelle jedoch inmitten der Placenta. Auch hier war die Atrophie durch den Druck eines Knie verursacht, hat aber nicht zu einem völligen Schwund des Zottengewebes geführt. Auch anderwärts zeigten besonders die Placentae IV und V grubenförmige Eindrücke, durch die Gliedmaßen des Embryo hervorgerufen. So fand sich z. B. in der Nebenplacenta IV sehr schön — wie in einer Teichmasse — der Eindruck der vier Finger einer Hand des Embryo. Es bekamen dadurch die Placentae IV und V an der Fötalfläche ein unregelmäßig wulstiges Relief, welches man bei Placentae I und II ganz vermisste, bei Placenta III nur wenig angedeutet war.

Das Entstehen eines derartigen Oberflächenbildes und der zur völligen Atrophie von Placentargewebe führende Druck seitens des Embryo ist zu erklären aus der engen Beschaffenheit des Fruchtsackes, welcher dem Embryo keinen Spielraum zur Lageveränderung bietet. Es ist dann auch wunderbar, wie sich der Embryo in seiner Haltung an den sehr engen Embryonalsack anpasst und wie stark er zusammengerollt liegt. Als Beispiel davon gebe ich in Fig. 23 *a* und *b* die Haltung des Embryo III in Seitenansicht wieder und in Fig. 24 jene des Embryo V von der Bauchseite.

Die geringe Entfaltung des Fruchtsackes darf man vielleicht in Connex bringen mit der kletternden Lebensweise dieser Thiere — die Mutter wird durch die relativ geringe Ausdehnung des Uterus am wenigsten in ihren schnellen Bewegungen gehindert. Ich verweise in Bezug hierauf auf das vorher Gesagte, dass bei den

Semnopitheciden die enge Fruchtblase nicht zur Eröffnung des Ostium externum verwendet werden kann und dass der hier gegen Ende der Gravidität sich entwickelnde Schleimpfropf wohl stellvertretend

Fig. 23.



Die intra-uterine Haltung des Embryo III. *a* von der rechten Seite, *b* von der linken Seite gesehen. *Schw* Schwanz. *F.u* Funiculus umbilicalis.

auftritt. Doch kann man sich den Mechanismus des Geburtsaktes bei diesen Thieren noch in etwas anderer Weise vorstellen. Der Uterus liegt fast unmittelbar dem Fruchtkörper an. Es ist nun schwierig zu deuten, dass das junge Thier geboren wird in der Haltung, die es im Uterus einnimmt, dazu ist doch der Geburtsweg viel zu eng. Es kommt mir wahrscheinlich vor, dass im Anfang der Geburt der Fötus sich streckt, während er gleichzeitig mit seinem im Fundus uteri sich findenden Theil gegen die Uteruswand sich stützt, wobei zugleich die Gebärmutter sich kontrahirt. Auf diese Weise würde die Frucht aktiv an dem Geburtsmechanismus betheiligt sein — in gewissem Sinne selber das Ostium externum öffnen. Eine Stütze dieser Auffassung bildet die auffallende Zartheit der Uteruswand, auf welche auch schon von anderer Seite hingewiesen ist, und welche uns beweist, dass während des Partus dieses Organ gewiss viel weniger Arbeit verrichtet als beim Menschen.

Fig. 24.

Die Haltung des Embryo V, von der Bauchseite gesehen.

Auf der fötalen Fläche der Placentae I und II bildeten die Gefäße ein erhabenes Netzwerk, welches auf der Hauptplacenta be-

sonders im centralen Stück weitmaschig war, nach dem Rande zu allmählich dichter ward, zugleich sich jedoch abflachte. Unter oftmaliger Überkreuzung waren Venen und Arterien gleichmäßig an derselben Bildung betheiligt. Besonders die Gefäße, welche von der Wurzel der Nabelschnur nach der Nebenplacenta zogen, formten eine hohe leistenförmige Vorwölbung. Dieses Netzwerk war bei der Placenta III schon viel weniger entwickelt, während es bei den Placentae IV und V gar nicht mehr zu sehen war. Hier waren die fötalen Oberflächen der Placentae flach, zeigten nur unregelmäßige Erhabenheiten und seichte oder tiefere Gruben, durch den Druck des Kindeskörpers verursacht. Auch die Farbe der genannten Fläche hat sich bei den älteren Objekten verändert. Das durchschimmernde Zottengewebe verleiht den Placentae I und II eine deutliche braune Farbe, während dieselbe bei den älteren Embryonen in Folge der ziemlich starken Verdickung des Amnion undurchscheinend gelbartig geworden ist.

Wenden wir uns jetzt zu der Beschreibung der Vertheilung der kindlichen Gefäße an den beiden Placentae.

Wie beim Menschen enthält die Nabelschnur bei den Semnopitheciden zwei Arterien und nur eine Vene. Nur die Nabelschnur der monolobären Placenta der Neuweltaffen führt, wie aus den Angaben von Rudolphi und Breschet hervorgeht, zwei Venae umbilicales, welche sich erst innerhalb des kindlichen Körpers vereinen. Ob die Einfachheit der Vene bei den Altweltaffen und beim Menschen entsteht in Folge der Obliteration einer der beiden Venen, oder in Folge davon, dass bei den höheren Affen eine intraplacentale Anastomose beider Gefäße an die Stelle der intraembryonalen bei den Neuweltaffen getreten ist, darf dahingestellt bleiben. Wiewohl ich meine Aufmerksamkeit auf diesen Punkt gelenkt hatte, konnte ich keine Beziehungen antreffen, welche in dieser oder jener Richtung eine Entscheidung brachten.

Die venösen und arteriellen Gefäße breiteten sich über die fötale Fläche der Hauptplacenta aus. Die Ramifikation beider Gefäßarten war eine ziemlich unregelmäßige, nur nach der Insertion der Nabelschnur hin ordneten die Hauptstämme sich mehr oder weniger radiär. Venen und Arterien überkreuzten einander in hohem Grade, wobei gewöhnlich — nicht immer — die Arterien eine oberflächliche Lage einnahmen, ein Verhalten, wie es auch beim Menschen Regel ist. Löst man, wie es leicht zu vollführen ist, das Amnion von der fötalen Fläche der Placenta ab, dann findet man unter derselben

noch eine zarte Membran, welche an einigen Stellen in der Form einer leicht zerreißbaren Lamelle sich abziehen lässt. Bei den älteren Placentae war diese Membran — die Membrana intermedia oder Tunica media Bischoff's — dicker als bei den jüngeren. Bekanntlich sind die Ansichten über die Herkunft dieser Membran noch strittig. Während Langhans in derselben einen Rest der Allantois erblickt, deuten Kölliker (8) und Veit (18) dieselbe als den Rest einer eingedickten Eiweiß enthaltenden Flüssigkeit zwischen Amnion und Chorion. Ob die Langhans'sche Deutung die richtige ist, darf dahingestellt bleiben, gegen jene von Kölliker und Veit ist der Umstand anzuführen, dass diese Zwischenmembran bei den älteren Placentae dicker war und wesentlich dazu beitrug, die fötale Bekleidung der Placenta zu verdicken und undurchscheinend zu machen. War es eingedicktes Eiweiß — eine nicht organisirte Schicht — so würde dasselbe nicht der Fall sein.

In der fötalen Vascularisation der Hauptplacenta fanden wir weiter nichts wesentlich Verschiedenes mit jener des menschlichen Mutterkuchens. Von mehr Interesse ist die Weise, auf welche die Nebenplacenta mit dem fötalen Gefäßsystem in Verbindung steht.

Die Gefäßverbindung zwischen Haupt- und Nebenplacenta war bei den Placentae I bis IV eine doppelte, nach links und nach rechts verlassen Gefäße die Hauptplacenta und ziehen zur Nebenplacenta. Bei Placenta V war die Gefäßversorgung nur einzeln. Nach dem Grade ihrer Entwicklung kann man die Gefäße der Nebenplacenta unterscheiden in Haupt- und Nebengefäße. Die Hauptgefäße verlaufen unmittelbar von der Insertionsstelle der Nabelschnur über die Hauptplacenta hinweg, und lagern sich zwischen dem Amnion und Chorion des interplacentaren Theiles des Fruchtsackes. In Fig. 24 ist der Fruchtsack durch einen Schnitt geöffnet, welcher durch diesen interplacentaren Theil geht, wodurch die beiden durchziehenden Gefäßäste — eine Vene und eine Arterie — durchschnitten sind, in Fig. 22 ging der Schnitt durch die entgegengesetzte interplacentare Zone, wodurch die erwähnten Gefäße nicht zerstört wurden. Alsbald bei ihrem Überschreiten des Randes von der Nebenplacenta zerfallen diese Hauptgefäße in ihre Äste, welche sich fächerförmig über der Nebenplacenta ausbreiten und hier ein Netzwerk bilden, wie auf der Hauptplacenta. Die Hauptgefäße der Nebenplacenta verästeln sich während ihres Verlaufes über der Hauptplacenta nur wenig an dieselbe. Eine Beziehung zwischen einer bestimmten Arteria umbilicalis und der Hauptarterie der Nebenplacenta konnte ich nicht auffinden.

Jene Arteria umbilicalis, welche das arterielle Hauptgefäß zur Nebenplacenta schickte, war auch durch kleinere, an der Insertionsstelle des Funiculus umbilicalis abgegebene Äste an der Vascularisation der Hauptplacenta betheiligt. Bei der Placenta I (Fig. 20) waren die Hauptgefäße doppelt, eine Arterie und eine Vene, bei allen übrigen fand ich zwei Venen und eine Arterie, welche entweder einen kompakten Gefäßstrang bildeten oder in geringer Entfernung von einander vom Rande der Hauptplacenta zum entgegengesetzten der Nebenplacenta verliefen. Es konnte dabei eine der Venen sich schon in der interplacentaren Zone verästeln (Placenta III).

Außerhalb dieser Hauptgefäße waren überdies Haupt- und Nebenplacenta noch durch ein zweites System von Gefäßen verbunden. Dieselben verliefen durch den zweiten interplacentaren Raum des Fruchtsackes und boten in Vorkommen und Beziehung zu den beiden Placentae nicht unwichtige Unterschiede mit den Hauptgefäßen. Diese Nebengefäße sieht man in Fig. 21 in ihrem ganzen Verlauf, in Fig. 22 sind sie durchschnitten. Diese Äste unterschieden sich darin von den Hauptgefäßen, dass sie nicht unmittelbar von der Nabelschnur zur Nebenplacenta zogen, sondern dass sie als Anastomosen zwischen den Gefäßsystemen der beiden Placentae zu deuten sind. Sie entstanden aus noch oberflächlich gelagerten sekundären oder tertiären Ästen des Gefäßsystems der Hauptplacenta, waren desshalb ziemlich dünn, durchzogen den Interplacentarraum und breiteten sich auf der Oberfläche der Nebenplacenta aus. Dabei fand ich auf der Nebenplacenta immer mehrere Anastomosen zwischen diesem Gefäßsystem und jenem der Hauptgefäße. Diese Anastomosen waren sowohl arterieller als venöser Natur. Die Zahl dieser Nebengefäße war bei den verschiedenen Placentae sehr wechselnd. Bei Placenta II (Fig. 22) war nur eine Vene und eine Arterie vorhanden, welche in ziemlicher Entfernung von einander verliefen, bei Placenta I (Fig. 21) zwei Venen und zwei Arterien, bei Placenta III war diese Anzahl noch größer. Letzterer Umstand war wohl die Ursache, dass die Nebenplacenta vom Embryo III derart in der Fläche entwickelt war, dass ihre Maße jene der Hauptplacenta übertrafen. Denn dass die dimensionelle Entfaltung der Nebenplacenta zum größten Theil von dem Entwicklungszustand dieses Nebengefäßsystems abhängig ist, zeigten uns weiter die Placentae IV und V. Bei beiden war die genannte Placenta viel kleiner als die Hauptplacenta und nun fand ich bei Placenta IV nur ein einziges Nebengefäß, ob Vene oder Arterie war nicht gut zu entscheiden, bei Placenta V fand ich

nur die Hauptgefäßverbindung, das Nebensystem war ganz supprimirt.

Durch die starke Entwicklung der Haupt- und Nebenplacenta von Embryo III konnte ich eine aus der menschlichen Schwangerschaftslehre bekannte Thatsache auch für Semnopithecus feststellen, nämlich dass, je größer die Placenta ist, desto stärker entwickelt ist die Frucht. Denn obgleich der Embryo III jünger war, war er doch schon schwerer, wie aus untenstehenden Zahlen folgt.

Der Embryo I, ♀, ganz unbehaart, wog 69 g, der Embryo II, ♀, Gesicht und Scheitel behaart, 118 g, Embryo III, ♀, 289 g, Embryo IV, ♂, 274 g und Embryo V, ♀, 270 g, letztere drei ganz behaart.

Dass der dritte Embryo jünger war als der vierte und fünfte, wird erwiesen durch die Thatsache, dass die Cervixumbildungen, welche wir vorher kennen gelernt haben, bei Embryo III nicht so weit gefördert waren als bei Embryo IV und V. Der Umstand nun, dass, wiewohl er jünger war, der Embryo III doch schon schwerer war, giebt Anlass zur Vermuthung, dass die Umbildungen, welche wir speciell am Uterus III bis V beschrieben haben, erst in der letzten Phase der Gravidität entstehen, vielleicht unmittelbar vor der Geburt.

Die Gefäße zogen immer vom Seitenrande der Hauptplacenta nach links und rechts zum Seitenrande der Nebenplacenta, verliefen desshalb äquatorial, bei keinem Objekt fand ich meridional verlaufende Gefäße. In seiner mehrfach erwähnten Arbeit bildet Breschet auch die Nebengefäße bei Cercopithecus sabaeus ab. Außerdem bildet er aber in dem Fruchtsack eines Semnopithecus nasicus (l. c. Taf. VI und VII Fig. 7) eine Anzahl Arterien und Venen ab, welche von der Hauptplacenta ausgehen und in den placentafreien Abschnitt des Embryonalsackes unter wiederholter Verästelung enden. Bei keinem meiner Semnopitheken fand ich etwas Derartiges, und es ist mir nicht gut vorstellbar, welche Bedeutung dieses Gefäßsystem in dem funktionslosen Theil des Fruchtsackes haben sollte.

Bekanntlich kommt beim Menschen bisweilen eine als »Placenta succenturiata« bekannte Nebenplacenta vor. Es ist mir nicht bekannt, ob jemals auch in dieser eine fötale Vascularisation mittels Haupt- und Nebengefäßen beobachtet worden ist.

Wir können uns jetzt zur Betrachtung des weiteren makroskopischen Baues der Placenta wenden. Wir werden hierbei derart verfahren, dass wir erst die Decidua serotina besprechen, sodann unsere Befunde der Beziehung der utero-placentaren Gefäße zur Placenta

darlegen, um schließlich mit der Besprechung des groben Baues der Placenta foetalis zu enden.

Bei sämmtlichen Objekten gelang es sehr leicht die Decidua vera und die Placentae von der Uteruswand abzuheben. Bei den Uteri I und II hat der Fruchtsack noch nicht ganz die Uterushöhle ausgefüllt, wodurch im unteren Theil des Uterus ein schalenförmiger Raum frei blieb, welcher nach oben durch die Fruchtblase, seitlich und nach unten durch die Uteruswand begrenzt war. Dieser Raum, in welchen das Ostium internum mündete, war erfüllt mit einer schmutzig gefärbten Flüssigkeit. Die Umbildung der Uterusschleimhaut in Decidua vera war jedoch schon bis nahe zum Ostium internum fortgeschritten. Bei den drei älteren Objekten füllte die Fruchtblase die ganze Uterushöhle aus und verschloss das Ostium internum resp. intermedium.

Nach Ablösung der Decidua vera und Decidua placentalis von der Uteruswand und nach Herausnahme der ganzen Frucht aus dem Uterus fand ich bei allen Objekten, dass ein Theil der spongiösen Schicht der Decidua vera an der Innenfläche der Muscularis zurückgeblieben war. Dieses zurückgebliebene Gewebe war derart angeordnet, dass es auf der Innenfläche der Muskelschicht ein sehr regelmäßig gebautes Netzwerk bildete, von nahezu gleich großen hexagonalen oder octogonalen Maschen. Besonders deutlich und schön war dieses Netzwerk stets im unteren Theil zu sehen. Es erlangte in Folge davon die Innenfläche des Uterus ein bienenwabenartiges Aussehen. Es war deutlich, dass die Maschen dieses Netzwerkes Saftlücken in dem spongiösen Theil der Decidua vera entsprachen. Auch Breschet fand bei Cercopithecus sabaeus Ähnliches, jedoch nur bei den Insertionsflächen der Placentae. Gerade dort fehlte bei meinen Semnopitheciden die Regelmäßigkeit in der Struktur des zurückbleibenden Decidualgewebes. Das von der Decidua placentalis zurückbleibende Gewebe bildete ein sehr unregelmäßiges Reticulum. Turner fand diese Räume in der Decidua vera ebenfalls bei einem Macacus cynomolgus (l. c. pag. 531), welche bei diesem Thiere vorher schon von Kondratowicz (citirt nach Turner) gesehen und beschrieben sind. Letztgenannter Autor beobachtete, dass dieselben ausgekleidet waren mit einem cylindrischen Epithel, und deutet auf Grund dieser Beobachtung dieselben als entstanden aus den Enden der Uterindrüsen. Turner neigt sich dieser Ansicht zu.

Es war nicht schwierig die Decidua vera, welche bei der Herausnahme des Embryo mit seinen Hüllen aus dem Uterus am

Chorion verbunden geblieben war, vom letzteren herabzuziehen. Es stellte eine auf der Außenfläche des Chorion gelbe, undurchscheinende Membran dar, welche dicker war als Amnion und Chorion zusammen, doch war dieselbe äußerst leicht zerreißbar, wodurch sie nur in der Form von Fetzen vom Chorion abzuheben war. Nach den Rändern der Placentae hin ward sie jedoch ein wenig mehr resistent, besonders bei den beiden ältesten Objekten. Makroskopisch waren in der Decidua vera keine Blutgefäße wahrnehmbar, die utero-placentaren Gefäße zogen entweder zwischen Serosa und Muscularis, oder innerhalb der Muskelschicht zur Anheftungsstelle der Placentae.

Eine Decidua reflexa habe ich als besondere Membran nicht auffinden können. Wenn ich die Decidua in der Form von Fetzen von der Chorionoberfläche herabzog, geschah es bisweilen, dass eine sehr dünne Schicht gelblich tingirten Gewebes zurückblieb; allein ob dieses der Decidua vera noch zugehörig war oder ob es die Decidua reflexa war, konnte ich nicht entscheiden. Turner (l. c. pag. 531) vermisste bei seinem Macacus cynomolgus die Reflexa, Breschet dagegen (l. c. pag. 469) sagt, dieselbe bei Semnopithecus nasicus sehr leicht erkannt zu haben. Sehr bestimmt lauten dagegen die diesbezüglichen Angaben von Selenka. Weder bei Cercopithecus noch bei Semnopithecus kommt es zur Ausbildung einer Decidua reflexa.

Auch bei Tarsius, wiewohl er in der Keimblasenbildung und Placentation so sehr dem menschlichen Zustand ähnelt, kommt es, wie Hubrecht zeigte, nicht zur Entwicklung einer Reflexa. Es scheint also diese Bildung ausschließlich dem Menschen und den anthropoiden Affen zuzukommen. Hylobates nimmt dann wohl in dieser Hinsicht eine eigenthümliche Stellung ein. Selenka hebt ausdrücklich an zwei Stellen seiner Arbeit über die Affen Ostindiens hervor, dass bei Hylobates eine Reflexa vorkommt, Hylobates ist desshalb ein Beispiel — vielleicht der einzig vorkommende Fall eines Thieres mit einer Reflexa und Doppelplacenta. Hat hier denn die Doppelplacenta eine andere Herkunft als bei den diesem Genus so nahe verwandten Semnopitheciden?

Nach Säuberung vom Decidualgewebe erscheint das Chorion und Amnion als eine dünne glashelle Membran, welche sich sehr leicht in ihre beiden zusammensetzenden Theile zerlegen lässt und welche nichts Bemerkenswerthes bot.

Die Decidua serotina hinterließ, wie gesagt, bei ihrer Trennung von der Uteruswand an derselben ein unregelmäßig durchflochtenes

Reticulum von Decidualgewebe. Bei den zwei jüngeren Objekten war dasselbe in viel geringerem Grade der Fall als bei den älteren. Eine Untersuchung der herausgeschälten Placenten lehrte mir Folgendes.

So lange die Decidua serotina nicht entfernt war, konnte man bei den Placentae I, II und III von einer Zusammensetzung aus Kotyledonen oder Lobuli nichts wahrnehmen, wohl war dieses bei den Placentae IV und V der Fall, bei den jüngeren Formen jedoch auch, wenn die Decidua serotina abpräparirt war. Das Deciduagewebe zeigte nicht in seiner ganzen Dicke gleiche Beschaffenheit, selbstverständlich fand sich auf der Trennungsfläche am Uterus eine Schicht, welche jenem Gewebe ähnlich war, das an der Uteruswand hängen geblieben war, eine spongiös oder cavernös gebaute Masse. Die tieferen Lagen wurden jedoch allmählich kompakter, die Hohlräume verschwanden, während das Gewebe eine mehr lamelläre Beschaffenheit erlangte. Besonders in diesen, dem Zottengewebe mehr genäherten Schichten verliefen die Gefäße der Placenta. Mit Hilfe der Lupe konnte man dieses Gewebe, welches seiner physischen Natur nach einen Eindruck machte, als wäre es aus Fibrin aufgebaut, als kurze Lamellen abziehen, und so die Gefäßäste herauspräpariren. Somit zeigte die Decidua serotina nichts wesentlich Verschiedenes mit jener des Menschen.

Doch muss ich jetzt auf eine Eigenthümlichkeit hinweisen, welche, wie ich meine, beim Menschen nicht so deutlich ausgeprägt ist. Die Verbindung zwischen Decidua serotina und Placenta war nämlich eine äußerst lockere. Es gelang sehr leicht, am Rande der Placenta anfangend, die Decidua placentalis abzulösen. Während dabei die letzten Enden oder Anfangsstücke der utero-placentaren Gefäße zerrissen wurden, blieb jedoch auf dem Zottengewebe eine sehr dünne, spiegelnde Membran sitzen, welche die uterinäre Fläche der Placenta ganz überzog. Da bei dem Herabziehen der Decidua serotina die Gefäße gerade bei ihrem Durchtritt durch diese Membran sich lösten, konnte man zum Theil schon mit bloßem Auge, zum weiteren Theil mit der Lupe, leicht die Stellen auffinden, wo die utero-placentaren Gefäße mit den intervillösen Räumen in Verbindung standen (s. Taf. XXX Fig. 11). Diese Membran, welche ich weiter als »Deckschicht« anführen werde, war so zart und wenig resistent, dass es nicht gelang, große Partien derselben abzuziehen. Dass wir es dennoch hier mit einer wohl differenzirten, selbständigen Membran zu thun haben, und nicht mit zufällig zurückge-

bliebenem Decidualgewebe, dafür spricht ihre scharfe Begrenzung und ihre glänzend helle, an keiner Stelle rauhe Oberfläche. Es ist noch ein anderer Umstand zu verzeichnen, welcher die anatomische Selbständigkeit dieser Deckschicht der Placenta beweist. Die Unterfläche der abgelösten Decidua nämlich war eben so glatt und spiegelnd, wie die zurückgebliebene Membran. Ich habe in Fig. 12 Taf. XXX versucht, das Aussehen wiederzugeben, welches die Nebenplacenta II nach partiellem Herabziehen und Zurückschlagen der Decidua serotina bot. Von der linken Hälfte ist die Decidua abgezogen, wodurch der lobuläre Bau der Placenta ersichtlich geworden ist, in der oberen Hälfte ist die Deckschicht der Placenta sitzen geblieben, im Centrum von zwei Lobuli sind die Einmündungsstellen zweier Arterien zu sehen; etwas links und nach unten sieht man eine Vene, welche am Rande des unteren Lobulus aus der Placenta zum Vorschein kommt, und, ehe sie ins Decidualgewebe eintritt, den Raum zwischen Deckschicht und Decidua eine Strecke weit schräg durchsetzt. Die übrigen Venen, welche ich beobachten konnte, zeigten ein ähnliches Verhalten. Im unteren Theile links ist schließlich auch die Deckschicht abpräparirt, und man sieht das sammetartige Zottengewebe mit Andeutung von zwei Lobuli, wo eine dunkler gezeichnete Stelle andeutet, wo in diese Lobuli die Arterie eingetreten ist. Diese Stellen sind makroskopisch deutlich zu sehen, auch wenn die Deckschicht abgezogen ist (Näheres siehe unten).

Zwischen der in Fig. 12 Taf. XXX zurückgeklappten Decidua serotina und der auf der Placenta zurückbleibenden Deckschicht besteht kein anderer organischer Zusammenhang als am Rande der Placenta und jenem, welcher durch die Gefäße dargestellt wird. Bei dem Herabziehen der Decidua empfängt man den Eindruck, als ob beide Flächen nur lose verklebt sind, und als ob sich hier zwischen Placenta und Decidua ein vollkommener Saftraum findet. Diese Meinung findet Bestätigung seitens der Befunde bei den Placentae IV und V. Wenn ich bei diesen Objekten versuchte, die Decidua placentalis von der Placenta zu lösen und dazu seitlich am Rande einen Einschnitt machte, fand ich, dass die Decidua hier nur längs dem Rande hin mit der Placenta verbunden war. Nach Erweiterung der Einschnitte konnte ich mit einer Sonde überall zwischen Decidua und Placenta in einen Hohlraum eindringen, welcher nur von den Gefäßen durchzogen ward. Bei diesen Objekten fand sich also eine reelle ausgedehnte Saftlücke zwischen der Deckschicht der Pla-

centa und der Decidua insertionis. Die Verklebung war hier desshalb ganz aufgehoben, die Verbindung zwischen Placenta und Uteruswand war dadurch eine sehr lockere geworden. Bei der Placenta III konnte ich eine derartig lockere Verbindung nicht konstatiren. Welche physiologische Bedeutung diesem Hohlraum zugeschrieben werden muss, vermag ich nicht zu sagen. Ist es vielleicht eine Vorbereitung für den Lösungsmodus der Placenta bei diesen Thieren? Ich erinnere dazu an meine schon früher geäußerte Meinung, dass die Gravidität bei den Objekten IV und V bis zu ihrer letzten Phase vorgerückt war. Dass die so lockere Verbindung zwischen Placenta und Uterus in den späteren Phasen der Gravidität keine Gefahr mit sich bringt, ist zu deuten aus der engen Beschaffenheit des Fruchtsackes, die Placentae liegen eingeklemmt zwischen Kindeskörper und Uteruswand. Die Lockerung der Placentainsertion gegen Ende der Gravidität weist darauf hin, dass bei dem Partus Kind und Nachgeburt einander fast unmittelbar folgen, ja bei meinem Embryo V war es unzweifelhaft, dass das Kind nicht geboren werden konnte, ohne dass die Placenta gelöst wurde. Bei diesem Objekt hat doch die Nabelschnur nur eine Länge von 7,5 cm, während der Abstand von der Mitte des Corpus uteri (wo die Schnurinsertion lag) zur Rima vulva fast 10 cm betrug. Dieses Kind konnte also unmöglich geboren werden, ohne die Nabelschnur abzureißen oder die Placenta mit zu ziehen.

Dass desshalb die Lockerung der Placenta von der Decidua und in Folge davon von der Uteruswand mit dem Abstoßungsmodus der Placenta in Beziehung steht, darf man wenigstens als höchst wahrscheinlich ansehen. In diesem Vorgang besteht dann ein Unterschied zwischen Semnopithecus und dem Menschen. Die Trennungsfläche nämlich bildet sich bei Semnopithecus derart, dass nur ein ganz geringer Theil der Placenta maternalis bei der Nachgeburt herausbefördert wird, nur die Umwandung der intervillösen Räume, die Deckschicht und die Mündungsstücke der utero-placentaren Gefäße. Beim Menschen dagegen bildet sich die Trennungsfläche in der spongiösen Schicht der Decidua, also mehr der Innenfläche der Muscularis uteri genähert.

Das Obenstehende zusammenfassend haben wir gesehen, dass bei Semnopithecus eine selbständige Membran vorhanden ist, welche die intervillösen Räume nach der Serotina hin begrenzt, und dass sich zwischen dieser Membran und der eigentlichen Decidua serotina in den älteren Stadien der Gravidität ein Spaltraum bildet, welcher

höchst wahrscheinlich mit dem Ausstoßungsmechanismus der Placenta in Beziehung steht.

Wir werden uns jetzt zur Darstellung der makroskopischen Befunde an den utero-placentaren Gefäßen wenden.

Die Objekte ergänzten einander in erfreulichster Weise. Während ein Merkmal bei den jüngeren Placentae deutlich sich hervorhob, konnten bei den älteren Objekten andere Verhältnisse besser verfolgt werden. Die Placentae I und II erwiesen sich am günstigsten für Beantwortung der Frage, an welcher Stelle die utero-placentaren Venen und Arterien mit den intervillösen Räumen in Zusammenhang standen, während an der Placenta III der Verlauf der Gefäße durch die Serotina am leichtesten zu verfolgen war. Die zwei ältesten Objekte waren sehr ungünstige Untersuchungsobjekte, da das Decidualgewebe hier überflüssig mit Blutcoagula ausgefüllt war und überdies das Ganze eine sehr schmutzige Farbe angenommen hatte.

Ich wende mich zuerst zum Verlaufe der Gefäße. Es war anfänglich nicht leicht, die venösen und arteriellen Gefäße von einander zu unterscheiden, denn schon während ihres Verlaufes durch den cavernösen Theil der Decidua verdünnte sich deren Wand bis auf eine durchscheinende, glashelle zarte Membran. Durch diese Wand konnte man, wie durch einen Glascylinder hindurch, ins Innere des Lumen sehen, und man sah das retrahirte Blutcoagulum als einen zarten Streifen, welcher das Lumen nicht mehr ganz ausfüllte, in der Lichtung des Gefäßes liegen. Der Vollständigkeit wegen muss ich hier beifügen, dass dieses Coagulum bei den zwei jüngeren Placentae keine rothe oder braune, sondern eine sehr helle, weißgelbe Farbe hat, bei den zwei älteren Placentae war das Coagulum von schmutzig tiefbrauner Farbe, bei der Placenta III wechselten dunkle und helle Stellen mit einander ab. Auf welcher Ursache dieser Farbenunterschied beruht, ist mir nicht deutlich geworden. Wie wir später sehen werden, fand sich in den Placentarräumen etwas Ähnliches.

Einen Unterschied zwischen Arterien und Venen lernte ich bald kennen in dem Umstand, dass die Venen viel reichhaltiger vorkamen und schon innerhalb des kompakten Lagers (»the compact layer« von Turner) der Decidua mit einander konfluirten, während in dieser Schicht die Arterien sich nicht mehr verästeln. Überdies besaßen die Venen ein weiteres Lumen.

An Placenta III habe ich mich auch überzeugen können von den eigenthümlichen Windungen, welche an gewissen Stellen der Arterien

vorkommen. Diese korkzieherähnlich gewundenen Abschnitte der utero-placentaren Arterien (die »curling arteries« der Engländer) sind schon seit Vater und Noortwijk bei den menschlichen Placentargefäßen bekannt. Turner vermisste dieselben bei seinem Macacus cynomolgus. Die Ursache davon darf in folgendem Umstand gesucht werden. Wenn Turner die Placenta bei seinem Präparat von der Uteruswand trennte, blieb ein großer Theil der Decidua placentalis an dieser Wand zurück. Es weist nun in dem bezüglichen Passus der Turner'schen Arbeit nichts darauf hin, dass er auch in dieser »Serotina non Decidua« den Verlauf der Arterien verfolgt hat. Und es ist gerade dieser Theil der cavernösen Schicht der Decidua placentalis, in welchem sich die gewundenen Stücke der Arterien finden. Waldeyer (20) hat diese Windungen bei der menschlichen Placenta näher beschrieben und konnte ihre Anwesenheit später auch bei Inuus nemertinus konstatiren (19, pag. 31 und Taf. II Fig. 7). Bei der Hauptplacenta III gelang es mir eine Arteria utero-placentalis in solcher Länge zu verfolgen, dass ich mir ein vollständiges Bild der topographischen Beziehung und Verlauf dieser Arterien formen konnte. Ich habe dieselbe auf Taf. XXX Fig. 13 in fünffacher Vergrößerung wiedergegeben. Nachdem das Gefäß die Muskelwand des Uterus durchbohrt hat, verlief es noch eine Strecke weit der Innenfläche der Muskelschichten entlang, um sich sodann in zwei gleich starke Äste zu theilen. Beide Äste standen etwa rechtwinklig auf einander. Ich werde diese Äste auch später anführen als Arteriae cotyloideae. Beide Äste nahmen bald eine etwas tiefere Lage ein und durchzogen in mehr oder weniger gebuchtetem Verlauf die spongiöse Schicht der Decidua serotina. Sodann bildete jede Arteria cotyloidea einen Schlingenkomplex, über dessen Natur (Fig. 13 Taf. XXX) näher belehrt. Dieser Schlingenkomplex fand sich noch innerhalb der spongiösen Schicht der Decidua. Nach der Schlingenbildung schlug jede Arteria cotyloidea eine seinem ersten Verlauf gerade entgegengesetzte Richtung ein. Jedes Gefäß bildete desshalb nach seiner Entstehung aus der Arteria utero-placentalis eine große Schleife, an welche das Verbindungsstück zwischen den zwei Beinen in eine Art Gefäßknäuel umgebildet war. Der zurückverlaufende Theil der Arteria cotyloidea verlief innerhalb der kompakten Schicht der Decidua parallel an der Oberfläche der Placenta, nicht immer den seichten Gruben zwischen den Kotyledonen folgend, um schließlich im Centrum eines Kotyledo in den Placentarraum auszumünden. Die zwei Arteriae cotyloideae, welche ich so habe verfolgen können,

und aus einer gemeinschaftlichen Arteria utero-placentalis stammten, zogen noch zwei an einander stoßende Kotyledonen. In beiden Fällen war das gewundene Stück der Arterie ziemlich weit von dieser Ausmündungsstelle entfernt. Auch noch an anderen Stellen habe ich diese gewundenen Gefäßabschnitte wiedergefunden, aber nur in einem einzigen Falle konnte ich zu einer derartigen vollständigen Darstellung gelangen.

Das Lumen der Arteriae cotyloideae ändert sich während ihres ganzen Verlaufes nicht oder sehr wenig. Denn ich kann die Beobachtung Waldeyer's bestätigen, dass Verästelungen dieser Arterien nicht vorkommen. Nur war ich im Zweifel, ob nicht in dem Knäueltheil der Arterien das Lumen unregelmäßig ist. Im Allgemeinen schien es mir ein wenig vergrößert zu sein.

Bezüglich der Frage, an welchen Stellen die utero-placentaren Gefäße mit dem Placentarraum in Verbindung standen, haben meine Objekte mir völligen Aufschluss gegeben. Besonders die zwei jüngeren zeigten die Einmündungsstellen der Arterien und die Austrittsstellen der Venen in ganz vorzüglicher Weise. Es kam dabei heraus, dass zwischen den beiden Untertheilen des Cirkulationsapparates und dem intervillösen Raum eine sehr typische Beziehung besteht.

Wenn man mit der Vorsicht, welche diese Manipulation fordert, die Decidua placentalis herabzog, dann blieb, wie vorher betont, auf dem Zottengewebe die dünne Deckschicht zurück. Mit der Entfernung der Decidua serotina zerrissen die utero-placentalen Gefäße immer unmittelbar an der Einmündungsstelle, wodurch letztere in der Form feiner Öffnungen in der Deckschicht sichtbar wurden.

Erst nach Trennung von Placenta und Decidua serotina zeigte sich die Placenta aufgebaut aus mehreren Lobuli oder Kotyledonen, über deren Zahl und Anordnung weiter unten noch die Rede sein wird. Bei den jüngeren Placentae waren diese Kotyledonen sehr regelmäßig nahezu allen gleich groß, und besaßen die Form von Kugelsegmenten, durch untiefe Gruben von einander getrennt. Der Deckschicht folgten die Vorwölbungen und Vertiefungen regelmäßig. Schon dem unbewaffneten Auge zeigte sich, dass ziemlich gerade im Centrum einer jeden Erhabenheit die Deckschicht eine Öffnung besaß, als Andeutung, dass hier ein Gefäß abgerissen war (siehe Taf. XXX Fig. 11 und 12). Diese Löcher waren von runder, einige von sternförmiger Gestalt. Diese Gefäßeinmündungen fand ich sehr leicht bei den Placentae I, welchen die Tafelfig. 11 entlehnt ist. Bei dem Herabziehen der Decidua placentalis war an einigen Stellen

die Deckschicht der Placenta an der Decidua hängen geblieben, wodurch das Placentargewebe ganz entblößt war. Doch ist auch an diesen nackten Bezirken die Eintrittsstelle dieses Centralgefäßes der Kotyledonen leicht wahrzunehmen, denn das Zottengewebe war im Allgemeinen bei den zwei jüngeren Objekten von einer hellbraunen Farbe. Nur an den Vertiefungen zwischen den Kotyledonen und an einer sehr cirkumskripten Stelle im Centrum derselben war die Farbe der Zotten ein wenig mehr dunkler (s. Fig. 12 Taf. XXX). Wie ich mich überzeugen konnte, entsprach dieser centrale dunklere Fleck gerade der Einmündungsstelle des Centralgefäßes. Es war dadurch deutlich, dass auch an jenen Kotyledonen, von welchen die Deckschicht gelöst worden war, im Centrum der Erhabenheit ein Gefäß eingemündet hat.

Wie man aus Fig. 11 Taf. XXX ersehen kann, war der kotyledonartige Bau nicht an der ganzen Placenta ausgeprägt. Die Theile der Placenta, welche in der Figur noch einander zugekehrt und durch die Nebengefäße verbunden sind, waren viel dünner, zeigten diesen lobulären Bau nicht, und in diesen Strecken der beiden Placentae konnte ich keine Gefäßmündungen antreffen.

Ein zweites System von Öffnungen fand ich in den Gruben zwischen den Kotyledonen. Diese Öffnungen waren jedoch nur zum Theil mit dem bloßen Auge zu sehen, wozu zwei Umstände beitrugen; nämlich sie klafften nicht so weit, und waren mehr spaltförmig. Dieses System von Löchern war viel reichhaltiger, in Fig. 11 Taf. XXX habe ich alle jene angedeutet, welche mit bloßem Auge und mittels der Präparirlupe zu sehen waren. Es sind gewiss viele nicht angedeutet, welche wohl da waren, aber nicht gefunden werden konnten. So weit es sich ausfindig machen ließ, war das einzige Regelmäßige in diesem System, dass die Löcher sich nur in den Gruben fanden, eine bestimmte Anordnung derselben konnte nicht konstatirt werden, bald lagen dieselben weit entfernt von einander, bald fand ich zwei Foramina fast unmittelbar neben einander.

Mit Ausnahme des Centralgefäßes waren die Oberflächen der Kotyledonenvorwölbungen ganz frei von Gefäßmündungen, keine einzige Mündungsstelle habe ich finden können an irgend einem anderen Ort als im Centrum, und in den interlobulären Vertiefungen. Der Zusammenhang zwischen utero-placentaren Gefäßen und Placentarraum bietet desshalb ein sehr regelmäßiges Bild. Man könnte fast sagen, jeder Kotyledo bildet einen Gefäßbezirk für sich, in welchen central die Arterie eintritt, während am Rande die Venen sich bilden. Ich habe mich über diesen Sachverhalt überzeugen

können an Placenta III, woher ich denn auch bereits vorher die Äste der Arteria utero-placentalis als Arteria cotyloidea bezeichnete.

Ich vermeine, dass diese Beziehungen zwischen Placenta und Uteringefäße Licht werfen auf die Natur der Kotyledonen. Von einer etwaigen Beziehung zwischen Kotyledonen und fötalen Gefäßen haben wir nichts auffinden können. Von der Insertionsstelle der Nabelschnur breiten sich fötale Arterien und Venen über die Fläche der Placenta aus und bilden hier noch auf der Oberfläche eine äußerst reiche Verästelung, wodurch schließlich ein sehr feines Netzwerk von Gefäßen entsteht, welches die ganze fötale Oberfläche der Placenta bekleidet. Wir haben nicht sehen können, dass ein Hauptast das Blut nur sammelt aus einer cirkumskripten, einer Kotyledo entsprechenden Partie der Placenta, oder umgekehrt nur an eine solche seine Endverzweigungen abgiebt. Es besteht desshalb keine Beziehung zwischen dem lobulären Bau der Placenta und des fötalen Gefäßsystems. Ganz umgekehrt nun ist der Sachverhalt an der uterinären Fläche der Placenta. Hier tritt eine derartige Beziehung gerade am schönsten zu Tage — bei jeder Kotyledo eine central eintretende Arterie, peripher austretende Venen. Die Sonderung der Placenta in Lobuli oder Kotyledonen ist desshalb nicht entstanden unter dem Einfluss der kindlichen Gefäße, sondern ist ein Phänomen, welches von dem mütterlichen Gefäßsystem abhängig ist. Wir können hieraus mit größter Wahrscheinlichkeit schließen, dass die Kotyledonenbildung nicht eine primäre Eigenschaft des Chorion ist, sondern eine sekundäre Consecutiverscheinung, durch die Verästelung der mütterlichen Gefäße bedingt. Von der Anwesenheit eines Randsinus habe ich mich an keinem meiner Präparate mit genügender Gewissheit überzeugen können. Am günstigsten würden dazu die Placentae IV und V gewesen sein, da bei denselben die utero-placentalen Venen prall gefüllt waren mit einem dunkel schmutzig gefärbten Blutcoagulum. Doch konnte ich nichts auffinden von einem cirkulären venösen Gefäß, wie es von Turner und Waldeyer bei ihren injicirten Präparaten gefunden wurde.

Meine Befunde am mütterlichen Gefäßsystem der Placenta bei Semnopithecus bringen im Allgemeinen eine Bestätigung von dem, was schon vorher von Turner und Waldeyer bei Macacus und Inuus gefunden worden ist. Nur in ganz untergeordneten Verhältnissen weichen meine Befunde ein wenig ab. So lässt Waldeyer z. B. die gewundenen Stücke der Arteriae utero-placentales (meine Artt. cotiloideae) bis zu dem Zwischenzottenraume vordringen. Diese

Auffassung bekommt man gewiss, wie es auch Fig. 5 Taf. I der Waldeyer'schen Arbeit (19) zeigt, an Schnittpräparaten, da dieser Theil der Arterie nur durch die kompakte Masse der Serotina von den intervillösen Räumen getrennt wird. Dass zwischen dieser gewundenen Strecke und der Einmündungsstelle noch ein ziemlich langes, nur wenig gewundenes Schaltstück sich findet, war an Schnittpräparaten nur schwer ausfindig zu machen.

Bezüglich der Mündungsstellen der Gefäße hat auch Turner bei Cercocebus wahrnehmen können, dass die Arterien in der Mitte der einzelnen Kotyledonen sich im Placentarraum öffnen, während die Öffnungsstellen der Venen sich in den Randgebieten fanden. Gleiche Beobachtungen hat Waldeyer bei Inuus machen können.

Bezüglich des makroskopisch wahrnehmbaren Baues der Placenta habe ich nur wenig hinzuzufügen zu dem, was schon vorher hier und dort darüber bemerkt worden ist.

Jede Placenta zeigte sich zusammengesetzt aus einer wechselnden Zahl von Lobuli oder Kotyledonen. Die Furchen zwischen denselben waren nicht tief, doch bei den älteren Placentae (IV und V) viel deutlicher und schärfer markirt, bei diesen waren die beetartigen Erhebungen der Lobuli höher und mehr gewölbt. In Folge davon hat die uterinäre Fläche der älteren Placentae ein unregelmäßig wulstiges Aussehen. Jene Abschnitte der Haupt- und Nebenplacentae, welche einander zugekehrt waren und zwischen welchen die Nebengefäße eine Brücke darstellten, zeigten diesen lobulären Bau viel weniger als der übrige Theil der Placentae. Dadurch war die Gesammtzahl der Kotyledonen nicht genau bestimmbar. Doch war diese immer eine ziemlich ansehnliche. So zählte ich in der Hauptplacenta V fünfzehn deutlich limitirte Kotyledonen, in der Nebenplacenta dagegen nur acht. Bei Placenta I (die jüngste) beliefen diese Zahlen sich auf neun resp. fünf.

Die zwei jüngeren Placentae waren von einer leicht gelbbraunen Farbe, nur, wie schon vorher betont worden ist, waren die Furchen und die Eintrittsstellen der Arteriae cotyloideae ein wenig dunkler tingirt. Bei diesen zwei vermisste ich in den intervillösen Räumen ein Blutresiduum, wenigstens mit der Lupe konnte ich so etwas nicht auffinden. Bei den drei älteren Placentae dagegen fand ich an einigen Stellen in dem Placentarraum dunkel gefärbte Schollen, aus erstarrtem Blut bestehend. Die Placentae waren in Folge davon von einer fleckigen Beschaffenheit. Auch waren bei diesen letzteren die Zotten der Placenta viel mehr zusammengesetzt, bei den jüngeren

weniger verästelt, was schon sehr gut mit bloßem Auge zu sehen war. Von der uterinären Fläche gesehen boten letztere ein weiches, sammetartiges Aussehen.

Die Nabelschnur.

Ich möchte hier schließlich noch Einiges mittheilen über die Nabelschnur.

In der verschiedensten Weise verlief der Funiculus umbilicalis vom Bauche des Embryo zur Hauptplacenta. Am einfachsten fand ich den Zustand beim Embryo V, wo er als ein halber Gürtel um die rechte Rumpfhälfte des Embryo verlief, nach dem dem Rücken anliegenden Mutterkuchen. Bei dem Embryo III bildete die Schnur eine Schleife um den Schwanz und verlief weiter über die linke Schulter hinweg, während sie bei Embryo I und IV anfänglich zwischen den Extremitäten kopfwärts zog, sodann über eine Schulter verlief, den Nacken umfassend (s. Taf. XXX Fig. 10), um über die andere Schulter hin zur Placenta zu verlaufen. Eine vollkommene Umschlingung des Halses kam nicht vor.

Die Länge war außerordentlich schwankend und abhängig von dem Verlauf des Stranges, ein umgekehrter Zustand also wie beim Menschen, wo der Verlauf wohl zum größten Theile von der Länge abhängig ist. Bei den Embryonen I und IV, wo der Strang, wie gesagt, hinter dem Nacken verlaufend, einen Umweg beschrieb, war er am längsten, nämlich 12,5 resp. 15 cm, bei Embryo V, wo er auf kürzestem Wege vom Embryonalkörper zur Placenta zog, maß er nur 7,5 cm, während das Maß bei Embryo III 10 cm betrug.

Wie schon früher erwähnt, inserirte der Funiculus bald an der ventralen, bald an der dorsalen Placenta. Diese Erscheinung steht wohl in Connex mit dem Fund von Selenka (l. c. pag. 207), dass die Anheftung der jungen Keimblase sowohl am dorsalen wie am ventralen »Haftfleck« (Selenka) der Uterusschleimhaut beginnen kann. Eine excentrische Insertion an der Placenta war bei keinem meiner Objekte zu konstatiren. Die äußere Form der Schnur bot große Verschiedenheiten. Bei allen setzte sich das Ektoderm vom Nabel aus ziemlich weit auf den Strang fort. Derselbe zeichnete sich durch seine Dünnheit, im Vergleich mit dem menschlichen Strange aus. Die Wharton'sche Sulze war nur äußerst sparsam entwickelt, besonders um die Vena umbilicalis hin. Um die beiden Arterien war die Schicht des gallertigen Bindegewebes viel stärker entwickelt.

Dieses zeigte sich am besten auf einem Querschnitt eines solchen Theiles, wo die Gefäße mit Blutcoagulum gefüllt waren. Ein derartiger Querschnitt von der Schnur des Embryo III in geringer Entfernung der Placentarinsertion genommen, ist in Fig. 14 Taf. XXX abgebildet. Man sieht, wie die Vene nur von einer ganz dünnen Schicht der WHARTON'schen Sulze umgeben ist, während dieselbe um die Arterien hin einen ziemlich dicken Mantel bildet.

Eine weitere Eigenthümlichkeit war, dass der Strang so wenig torquirt war. Bei Embryo I war er nur zweimal um dessen Längsachse gewunden, und diese Windungen, von links nach rechts verlaufend (von der Bauchfläche des Embryo aus gesehen), fanden sich im embryonalen Endstück. Bei Embryo II fand ich nur eine einzelne, langausgezogene Windung in der Mitte des Stranges, während bei Embryo IV und V gar keine Windung zu finden war. Doch waren die Schnuren der genannten Embryonen nicht glatt und cylindrisch. Im Gegentheil; abgeplattete Stücke wechselten ab mit runden oder knotig angeschwollenen, diese Unregelmäßigkeiten waren verursacht durch den lokalen Druck von Extremitäten, Schnauze, Schwanz etc. des Embryo, wodurch der Strang sogar stellenweise zu einem platten Bande umgewandelt worden war, wie beim Embryo V. Sehr eigenthümlich war die äußere Form der Schnur des Embryo III. Dieselbe besaß in ziemlich regelmäßiger Aufeinanderfolge knotenartige Anschwellungen, durch tiefe Einschnürungen von einander abgesetzt. Der Schnitt auf Fig. 14 Taf. XXX ging durch eine derartige Varikosität. Der Strang bekam dadurch ein rosenkranzartiges Aussehen. Diese Beschaffenheit war die Folge der sehr häufigen Drehungen, welche die Schnur um ihre Längsachse vollführt hat. Wahre Knoten fand ich bei keinem Objekt.

Bezüglich des Querschnittsbildes des Nabelstranges auf Taf. XXX sei schließlich noch Folgendes zu bemerken. Die Vena umbilicalis besaß ein sehr weites Lumen, selbst derart, dass es die Summe der Lumina der beiden Arterien um nicht wenig übertrifft, eine Erscheinung, welche wohl auf eine Kontraktion der Arterienwand zurückgeführt werden muss. Elastisches Gewebe konnte ich in der Wand der Gefäße nicht nachweisen, die Muscularis war nicht scharf von der WHARTON'schen Sulze abgesetzt. Ich konnte nicht die Überzeugung erlangen, dass die Muskelschicht aus cirkulär und longitudinal angeordneten Elementen bestand; dem Anschein nach waren nur erstere da.

Außer den Blutgefäßen traf ich noch ein querdurchschnittenes

Gebilde an, dessen Lagerung in Fig. 14, und dessen stark vergrößertes Bild in Fig. 15 der Taf. XXX angegeben ist. Der Deutlichkeit wegen ist es in Fig. 14 zu groß abgebildet. Dieses Gebilde zeigte eine Wand und ein Lumen. Die Wand hat nach außen hin keine scharfe Grenze und besteht aus großen unregelmäßigen Zellen mit wenig scharfer Zellgrenze und großen runden oder elliptischen Kernen. An der Außenfläche fand ich an allen Querschnitten vereinzelte, mehr abgeplattete Kerne, welche nicht in einen Zellkörper eingeschlossen waren. Das Lumen lag excentrisch in Folge der ungleichen Dicke der Wand, und war, da die Zellen theilweise in dasselbe hineinragten, von unregelmäßig eckiger Gestalt.

Wie muss dieser Kanal gedeutet werden? Als ein Rest des Ductus omphalo-entericus oder der Allantois? Der Lage nach, in unmittelbarer Nähe der beiden Arterien, muss er als Allantois aufgefasst werden. Und auch andere Überlegungen führen zu dieser Deutung.

Erstens wissen wir aus den Untersuchungen Selenka's (l. c. pag. 208), dass das Nabelbläschen bei den Affen sehr frühzeitig einer Resorption anheimfällt, wodurch es dem genannten Autor nur selten gelang, schon bei Föten von einigen Centimetern Länge die Reste aufzufinden. Weiter wissen wir durch die Untersuchungen des genannten Autors (l. c. pag. 200), dass auch bei den Affen eine hohle Allantois in den Bauchstiel hineinwuchert. Schließlich zeigt das von mir in Fig. 15 Taf. XXX gegebene Bild eine übergroße Übereinstimmung mit dem Durchschnitt, welchen Minot (9, pag. 375) von der Allantois aus dem Nabelstrang eines menschlichen Embryo von drei Monaten abbildet. Aus diesen Gründen und weil ich auch keine Dotterreste im Lumen antraf, vermeine ich diesen Kanal für den Allantoisrest ansehen zu müssen.

Litteraturverzeichnis.

1) Bischoff, Th. L. W., Beiträge zur Anatomie des Gorilla. Abhandlungen der k. bayr. Akademie der Wissenschaften. Bd. XIII. Abth. III.

2) —— Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die äußeren weiblichen Geschlechts- und Begattungsorgane. Ebenda. Bd. XIII. II. Abth.

3) Breschet, G., Recherches anatomiques et physiologiques sur la Gestation des Quadrumanes. Mémoires de l'Acad. des Sciences. Tome XIX.

4) Broca, P., L'ordre des Primates. Parallèle anatomique de l'homme et des singes. Paris 1870.
5) Cuvier, D., Histoire naturelle des Mammifères. Tome I. La Ouistiti et son Petit.
6) Fischer, E., Beiträge zur Anatomie der weiblichen Urogenitalorgane des Orang-Utan. Inaug.-Dissert. der Universität zu Freiburg. Jena 1898.
7) Hubrecht, A. A. W., Die Keimblase von Tarsius. Festschrift für Carl Gegenbaur. Leipzig 1896.
8) Kölliker, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1879.
9) Minot, Sedgwick, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Deutsche Ausgabe. Leipzig 1894.
10) Müller, P., Die Sterilität der Ehe. Entwicklungsfehler des Uterus. Stuttgart 1885.
11) Owen, R., On the Anatomy of Vertebrates. London 1866.
12) Robinson, A., On the Position and peritoneal Relations of the Mammalian Ovary. Journal of Anat. of Phys. Vol. XXI. London 1887.
13) Rudolphi, Über den Embryo der Affen und einiger anderen Säugethiere. Berlin 1828.
14) Selenka, E., Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Fünftes Heft. 1. und 2. Häfte. Die Affen Ostindiens. Wiesbaden 1891.
15) —— Zur Entwicklung der Affen. Sitzungsberichte der k. preuß. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Phys.-mathem. Klasse. Bd. XLVIII. 1890.
16) Sperino, G., Anatomia del Cimpanzè. Torino 1897—1898.
17) Turner, W., On the Placentation of the Apes. Philos. Transact. of the Royal Society of London. Vol. CLXIX. London 1879.
18) Veit, J., Müller's Handbuch der Geburtshilfe. Bd. I.
19) Waldeyer, W., Bemerkungen über den Bau der Menschen- und Affenplacenta. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXV. Bonn 1898.
20) —— Über den Placentarkreislauf des Menschen. Sitzungsberichte der k. preuß. Akademie der Wissenschaften. 1887.
21) Zuckerkandl, E., Zur vergleichenden Anatomie der Ovarialtasche. Anat. Hefte. Bd. VIII. Heft IV. Wiesbaden 1897.

Erklärung der Abbildungen.

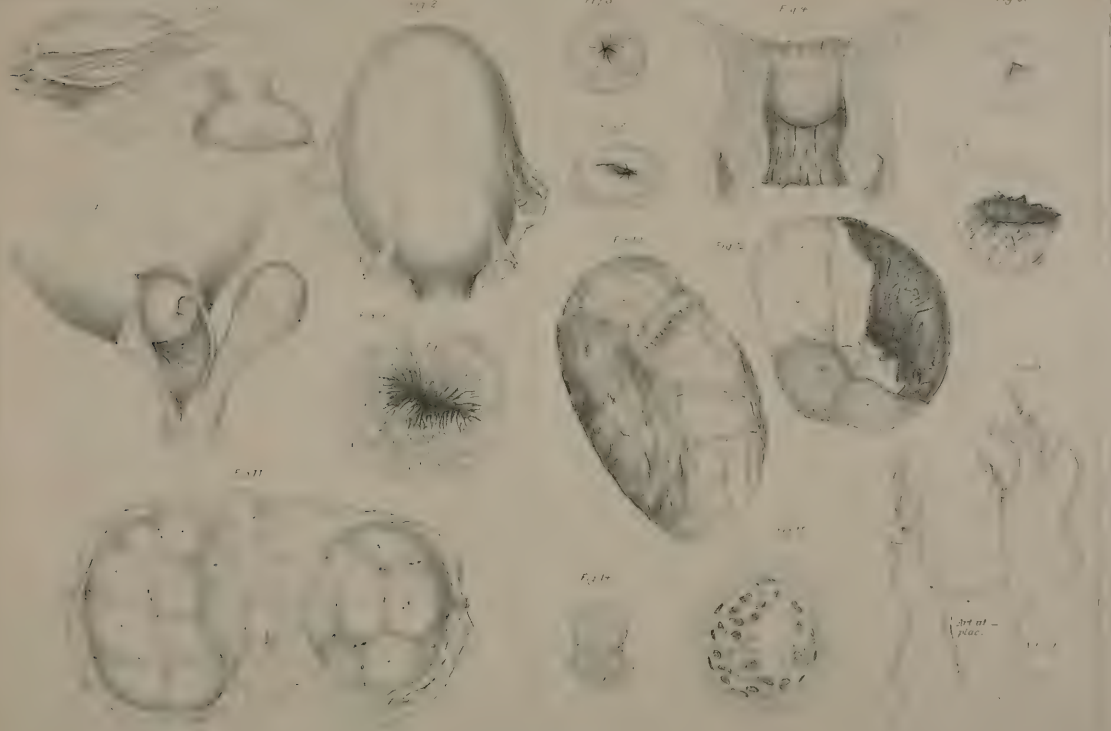
Tafel XXX.

Fig. 1. Uterus und Adnexa eines nicht schwangeren Semnopithecus leucoprimnus. Die Blase ist nach vorn zurückgeklappt, eben so wie der obere Theil des Ligamentum latum.

Fig. 2. Der schwangere Uterus I von der Vorderseite gesehen. Links ist in der Figur das Ligamentum latum ausgespannt, rechts zurückgeschlagen, damit das Ovarium und Ligamentum ovarii proprium sichtbar werden. Es wird auf die Insertion des Ligamentum teres und des Ligamentum triangulare uteri aufmerksam gemacht.

Fig. 3. Das Ostium internum von Uterus I, von dem Cavum uteri aus gesehen.
Fig. 4. Der Cervix des Uterus II durch einen Längsschnitt in der Vorderwand geöffnet. Man beachte das Labium posterius der Portio occludens.
Fig. 5. Das Ostium internum von Uterus II, von der Uterushöhle aus gesehen.
Fig. 6. Ut supra von Uterus III.
Fig. 7. Das Ostium intermedium von Uterus IV, von der Uterushöhle aus gesehen.
Fig. 8. Die Portio vaginalis des Uterus V. Die Vagina ist durch einen Schnitt in der rechten Seitenwand geöffnet. Man beachte die nach vorn sehende Ebene des Ostium externum, schon zum Theil geöffnet, doch verschlossen durch das Labium anterius der Portio occludens (vgl. Textfig. 17).
Fig. 9. Das Ostium intermedium des Uterus V, vom Cavum uteri aus gesehen.
Fig. 10. Der Embryo I im Fruchtsack. Die Nabelschnur verlief hinter dem Nacken. Die Hauptplacenta zum größten Theile dargestellt, die Nebenplacenta nur wenig. Zwischen beiden ziehen die placentaren Nebengefäße (vgl. Textfig. 18 und 20).
Fig. 11. Die Placentae des Embryo I von der Uterinfläche gesehen. Die Decidua serotina ist entfernt, nur die Deckschicht ist zurückgeblieben. Man beachte in derselben die Einmündungsstellen der Arteriae cotyloideae im Centrum eines jeden Lobulus und die Venenmündungen in der Tiefe der Furchen (vgl. auch Textfig. 20).
Fig. 12. Die Hauptplacenta von Embryo II von der Uterinfläche gesehen. In der linken Seite der Figur ist die Decidua placentalis zurückgeklappt. Links oben ist die Deckschicht der Placenta erhalten, man sieht zwei Arterienöffnungen und eine schräg verlaufende Vena uteroplacentalis. Links unten ist auch die Deckschicht entfernt. Die Grenzen zwischen zwei Kotyledonen und den Stellen, wo die Arteriae cotyloideae einmündeten, sind in dem sammetartigen Zottengewebe zu sehen.
Fig. 13. Eine Arteria utero-placentalis mit zwei Arteriae cotyloideae. Natürlicher Verlauf. Man beachte die Stellung, welche das gewundene Stück der Arteria cotyloidea in dem Verlauf der ganzen Arteria einnimmt.
Fig. 14. Durchschnittsbild aus dem placentaren Ende der Nabelschnur des Embryo III. Außer der Vene und den zwei Arterien ist auch die Allantois angedeutet.
Fig. 15. Durchschnitt des Allantoisrestes in der Nabelschnur des Embryo III.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

AMNH LIBRARY
100015597